FLORA

ODER ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

HERAUSGEGEBEN VON

DR. O. RENNER

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT JENA

NEUE FOLGE. 29. BAND

DER GANZEN REIHE 129. BAND

3. HEFT

MIT 34 ABBILDUNGEN IM TEX

Nachlaß von Prof. N. Malta

JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1935

Flora. N. F. Band 29	Heft 3	S. 235—346, Jena, 15. 5. 1935

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
HERBST, WALTER, Über Kreuzungen in der Gattung Hypericum, mit besonderer Berücksichtigung der Buntblätterigkeit. Mit 12 Abbildungen im Text	235—259
UHROVÁ, A., Über die Wechselbeziehungen der Knospen bei Bryophyllum crenatum. Mit 8 Abbildungen im Text	260—286
FRANZ, HEINRICH, Beiträge zur Kenntnis des Dickenwachstums der Membranen. Mit 10 Abbildungen im Text	287—308
HITZER, KÄTHE, Bedingungen der Blütenbildung von Stellaria media	309—335
RESÜHR, BRUNO, Über den Bau und den Öffnungsmechanismus der Fucusoogonien. Mit 4 Abbildungen im Text	336—346

Die „Flora" erscheint zwanglos in einzeln berechneten Heften. Je 4 Hefte bilden einen Band. Im Jahre 1935 wird ein Band ausgegeben, dessen Gesamtpreis RM 40.— nicht überschreiten wird.

Manuskripte in deutscher Sprache, völlig druckfertig in Maschinenschrift, sind zu richten an Prof. Dr. O. Renner, Jena, Botanisches Institut.

Äußerste Kürze wird allen Mitarbeitern zur Pflicht gemacht. Tabellen und Abbildungen sind auf das unumgänglich Nötige zu beschränken.

Verfassernamen sind dort, wo sie im Druck hervorgehoben werden sollen — nicht grundsätzlich, z. B. nicht bei öfterer Wiederholung — gerade zu unterstreichen, lateinische Namen sind gewellt zu unterstreichen. Die Texte zu den Abbildungen sind auf besonderem Blatt gesammelt beizugeben.

In den Literaturlisten sollen Zeitschriftenartikel so zitiert werden wie: Jurn. of Genetics 22, 335—357 (1930).

Das Honorar beträgt RM 30.— für den Druckbogen, bis zu einem Höchstumfang von 3 Bogen. Dissertationen sind in beschränktem Umfang zugelassen und werden nicht honoriert. Von jedem Beitrag werden 30 Sonderdrucke auf Bestellung unentgeltlich geliefert. Weitere Sonderdrucke werden zu den Selbstkosten berechnet. Die Kosten nachträglicher Korrekturen im Satz können dem Autor berechnet werden.

Verlag von Gustav Fischer in Jena *Neue Veröffentlichung*

Die Wuchsstofftheorie

und ihre Bedeutung für die Analyse des Wachstums und der Wachstumsbewegungen der Pflanzen

Von

Dr. P. Boysen Jensen

o. Prof. der Pflanzenphysiologie an der Universität Kopenhagen

Mit 26 Abbildungen im Text

VI, 166 S. gr.8° 1935 Rmk 7.50

Inhalt: 1. Die Entdeckung des Wuchsstoffes der Avenakoleoptile. / 2. Nachweis und quantitative Bestimmung der Wuchsstoffe. / 3. Darstellung und Eigenschaften der Wuchsstoffe. / 4. Vorkommen und Bildung der Wuchsstoffe. / 5. Der Wuchsstofftransport. / 6. Die Bedeutung der Wuchsstoffe für das normale Wachstum der Pflanzen. / 7. Die Bedeutung des Wuchsstoffes für andere Lebensvorgänge. / 8. Die Bedeutung des Wuchsstoffes für die phototropischen Krümmungen. / 9. Die Bedeutung des Wuchsstoffes für die geotropischen Krümmungen. / 10. Die Bedeutung des Wuchsstoffes für die traumatotropischen und haptotropischen Krümmungen. / 11. Die Bewegungen als Reizerscheinungen. /

Der Verfasser versucht hier die Hauptlinien der Entwicklung der Wuchsstofforschung und die Hauptergebnisse derselben in den verflossenen 25 Jahren darzustellen. Er gibt die Ansichten der verschiedenen Forscher objektiv wieder und sondert so scharf wie möglich zwischen den experimentell gesicherten Tatsachen und den mehr oder weniger hypothetischen Anschauungen. Besondere Aufmerksamkeit wurde der Darstellung der Fundamente der Wuchsstofftheorie gewidmet, und der Verfasser hofft daher, daß seine Arbeit ein brauchbares Hilfsmittel zur Einführung in die Wuchsstofforschung sein wird.

Literaturübersicht.

Nachlaß von Prof. N. Malta

Über Kreuzungen in der Gattung Hyperi[cum] mit besonderer Berücksichtigung der Buntbl[ätter]

Von **Walter Herbst.**

Mit 12 Abbildungen im Text.

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Jena.)

1. Einleitung.

In der Gattung *Hypericum* sind zuerst von Farenholtz (1927) Scheckungserscheinungen nach Bastardierung beschrieben worden. Nach der probeweisen Aufzucht einiger Bastardsämereien, die Herr Prof. Farenholtz Herrn Prof. Renner überlassen hatte, übertrug dieser mir die weitere Bearbeitung. Zur selben Zeit erschien eine Veröffentlichung von Ko. L. Noack über den gleichen Gegenstand, und weitere Mitteilungen desselben Autors folgten. Nach den sorgfältigen Untersuchungen Noacks konnte meine Aufgabe nur die sein, die von ihm beschriebenen Erscheinungen unter den Gesichtspunkten nochmals zu studieren, die von Renner für *Oenothera* vertreten, von Noack abgelehnt werden. Nach Renner kann es sich bei Bastardscheckung um eine Aussortierung qualitativ verschiedener Plastidensorten handeln, von denen die eine dem Ei, die andre dem Pollen entstammt, während Noack an einen durch die Kreuzung geschaffenen labilen Zustand des Plasmas denkt.

Ich danke Herrn Prof. Renner bestens für die Anregung zu diesen Untersuchungen, die in den Jahren 1931 - 1933 in Jena ausgeführt wurden, und für seine stete tätige Hilfe, Herrn Garteninspektor Peitscher für freundliche Unterstützung beim Kultivieren der Pflanzen.

2. Methodik.

Bestäubt wurde meist nach einer am vorhergehenden Abend vorgenommenen Kastration frühmorgens. Ende Februar wurden die Samen auf feuchtem Filterpapier in verschlossenen Präparategläschen in der Nähe der Warmwasserheizung zum Keimen gebracht. Die jungen Keimpflanzen kamen dann, durch Stäbchen markiert, in Pikierschalen ins Gewächshaus. Für Massenaufzuchten kam auch Topfsaat zur Anwendung. Ausgepflanzt wurde im Mai. Von Fixierflüssigkeiten wurden benutzt: Juel I für die Vegetationspunkte, Gilson und Navashin für die Fruchtknoten.

3. Das Material.

a) *H. acutum* Moench (= *H. tetrapterum* Fries). Es wurden zwei Rassen verwendet: eine hochwüchsige, kräftige aus dem Pennickental bei Jena (Rasse I) und eine halbhohe aus dem Botanischen Garten zu Jena (Rasse II). Von beiden Rassen wurden aus Selbstungen je etwa 500 Individuen beobachtet, deutliche Panaschüre irgendwelcher Art ist dabei in keinem Falle festgestellt worden.

1) Erschienen als Dissertation der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Jena.

b) *H. calycinum* L. Heimat: Orient. Rasse aus dem System des Botanischen Gartens zu Jena. Die Art zeigte keinerlei Buntblätterigkeit und setzte bei den Artkreuzungen nach keiner der beiden Richtungen Samen an.

c) *H. hirsutum* L. Die verwendeten Rassen I und II, beide aus der Umgebung Jenas, unterschieden sich in Höhe und Wuchs, zeigten keinerlei Buntblätterigkeit, reagierten aber auf Ernährungsstörungen stark mit einem Ausbleichen der Blätter.

d) *H. montanum* L. Rasse I, mittelhoch, aus dem „Forst" bei Jena, Rasse II, hochwüchsig, aus dem Botanischen Garten zu Jena. Mehr als 1000 Individuen aus Selbstungen wurden in den Jugendstadien, der größte Teil davon bis zur Blüte beobachtet und auch im 2. Jahr geprüft, ohne daß die geringsten Anzeichen einer Buntheit zu sehen waren.

e) *H. perforatum* L. Mehrere Stauden aus dem Botanischen Garten zu Jena, die als I, II, III usw. geführt werden.

f) *H. polyphyllum* Boiss. et Bal. Heimat: Cilicien. Eine Rasse ohne jede Panaschüre aus dem Botanischen Garten zu Jena. Als Mutterpflanze genommen, setzte sie bei Artkreuzungen nicht an.

g) *H. quadrangulum* L. Es wurden sechs verschiedene Rassen verwendet: Rasse I aus dem Botanischen Garten zu Jena, 70—100 cm hoch, von recht kräftigem Wuchs, wenig verzweigt. Zwei Unterrassen Ia und Ib unterschieden sich äußerlich sichtbar nicht, verhielten sich aber bei Bastardierungen bisweilen verschieden. Rasse I war insofern wertvoll, als sie relativ große Stabilität der Chloroplasten aufwies; an mehr als 200 Nachkommen geselbsteter Pflanzen wurde keine Panaschüre beobachtet. Rasse II aus der Umgebung Jenas, nur 50—75 cm hoch, wenig verzweigt, Blüte groß. Aus Selbstungen ergaben sich bis zu 6% Pflanzen mit nicht allzu stark ausgeprägter *Quadrangulum*-Panaschüre, einer sektorial gefügten Buntheit des Laubes nach hellgrün bis gelbgrün. Rasse III aus der Umgebung Jenas, 30—50 cm hoch, reich verzweigt, recht gleichförmig grün. Rasse IV aus dem Isartal bei Schäftlarn oberhalb München, von Herrn Prof. Renner gesammelt. Mittelgroß, reichästig, mehr Öldrüsen als sonst, über 200 pro Blatt. Bei Selbstung 50—90% der Nachkommen mit *Quadrangulum*-Panaschüre, die sich hier oft bis zur Blüte besonders hartnäckig erhält. Rasse V und Rasse VI: ähnlich wie Rasse IV.

h) *H. rumelianum* Boiss. Heimat: Rumelien. Verhält sich wie *H. polyphyllum*.

Es zeigt sich allgemein, daß die Chromatophoren von *Hypericum* je nach Art und Rasse besonders labil und empfindlich sind. Nicht nur Artkreuzungen grüner Eltern ergeben im reichsten Maße buntblätterige Individuen, es treten auch spontane Mutationen nach bunt in zahlreichen Fällen auf. In der Literatur sind solche Exemplare bereits beschrieben worden. So prüfte Correns (1931) an einem bunten *H. perforatum* die Erblichkeit der Panaschüre. Ko. L. Noack (1933) suchte an einem gescheckten *H. acutum* seine an *montanum* × *acutum*-Kreuzungen gewonnenen Ansichten über das Zustandekommen der Buntblätterigkeit zu bestätigen. Und W. Schwarz (1933) beschrieb ein scharf sektoriertes *H. elegans* aus der Umgebung von Erfurt.

Auch gegenüber offensichtlichen Umwelteinflüssen zeigen sich die Chloroplasten äußerst empfindlich. Oft findet man Individuen, welche auf geringfügige Störungen mit einem Ausbleichen der Blätter antworten. *H. pulchrum* ist auffallend empfindlich gegenüber der Zusammensetzung des Bodens. Abnorm gefärbte Hungertypen können künstlich durch Freilegen eines Teiles der Wurzeln hervorgerufen werden.

4. Die Kreuzungen.

a) Kreuzungen mit *acutum* als Mutter.

a) 1. *acutum* × *hirsutum*.

Setzt nicht an.

a) 2. *acutum* × *montanum*.

Auffällig ist das geringe Keimungsvermögen der Bastardsamen, das in keinem Falle 6 % überschritt. Dazu ist die Keimung verzögert gegenüber derjenigen der Mutterpflanzen. Während *acutum* nach 7 bis 12 Tagen, *montanum* nach 6—9 Tagen auskeimten, benötigte der Bastard mit *acutum* als Mutter 15—25 Tage.

Die wenigen jungen Keimpflänzchen sind zart, die Kotyledonen entwickeln nur langsam ihr Chlorophyll und bleiben deswegen lange fast rein gelb. Die Chromatophoren scheinen also alle anfänglich gelb zu sein und sich erst später in rein grüne und ganz blasse zu differenzieren. Einige der Pflänzchen gehen bald zugrunde, ohne auch nur stellenweise ergrünt zu sein. Bei den anderen kämpft sich allmählich auf den Kotyledonen und auf den ersten Laubblättern ein zarter grünlicher Schimmer durch, der sich mehr und mehr verdichten und in deutlich sektorialer oder mosaikartiger Panaschüre nach grün-weiß gipfeln kann, wie Noack das schon beschrieben hat. Dieser extrem erschwerte Durchbruch des Grün findet sich bis hinauf zum 3. Laubblatt, wohl bis genügend Grün vorhanden ist, um durch ausreichende Assimilationstätigkeit die Schädigungen der frühesten Jugend aufzuheben. Auch auf allen weiteren Stadien der Entwicklung, auch in den rein grün werdenden Partien, ist ein gegenüber den Elternformen langsameres Ergrünen der sich aus der Knospe befreienden jungen Blätter festzustellen.

Wenn Kotyledonen und erste Laubblätter in ihren gesunden Bezirken ihr tiefstes Grün erreicht haben, was etwa gleichzeitig der Fall ist, schreitet das bisher stark gehemmte Wachstum sehr rasch vorwärts. Eine Pflanze braucht im Frühjahr — sowohl im Kalt- als auch im Warmhaus — bis zum 3. Blattpaar, zu einer Höhe von etwa 8 mm, ungefähr 7 Wochen, sommers bis zur Blütenbildung, bis zu einer Höhe von etwa 30—40 cm, nur mehr weitere 7—9 Wochen.

Das Bild der endlich entwickelten Panaschüre in den untersten Laubblättern gleicht ganz demjenigen, welches Noack beschrieben und durch Aufnahmen belegt hat. Fast sämtliche Pflanzen zeigen in ihrem Jugendstadium zu guter Letzt die Farbanteile in ± sektorialer Gestalt. Die Grenzen sind im allgemeinen scharf gezogen, kurze Strecken überlagerten weißen und grünen Gewebes kommen vor. Sehr oft zeigen die weißen Areale makroskopisch kaum sichtbare grüne Zellnesterchen.

An den Spitzen der untersten Blätter macht sich eine formlose Anordnung des Weiß breit, auch wenn rings bereits alles sektorial gefügt ist. Diese Weißspitzigkeit verliert sich nach dem 2.—5. Blatt, sie ähnelt genau derjenigen, welche bei der reziproken Kreuzung deutlicher auftritt, weil sie nicht durch übergelagerte Sektorialpanaschüre verdeckt wird (Fig. 1).

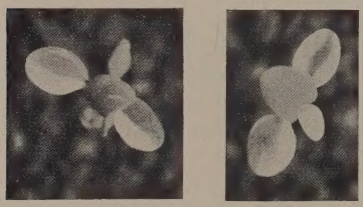

Fig. 1. *H. acutum* × *H. montanum*. Jugendpanaschüre. Die Spitzen der Blätter sind marmoriert. Vergr. 2,5 ×.

Anatomisch kommt das bleiche und verwaschene Grün auf den Kotyledonen und an den Spitzen der ersten Laubblätter zustande auf Grund eines wirren Durcheinander von normalen Zellen und von Zellen, deren Plastideninhalt in der mannigfachsten Weise zusammengesetzt ist. Es kommen alle Übergänge von weißen zu grünen Zellen vor: Zellen mit viel grünen und wenigen nicht ergrünungsfähigen Plastiden, Zellen mit vielen kleinen Leukoplasten und wenig Chloroplasten, und endlich Zellen, die nur einen oder zwei Chloroplasten und sonst nicht einmal Leukoplasten aufweisen.

Häufig findet man Zellen, deren Chloroplasten- oder Leukoplasteninhalt zusammengebacken ist, oder in denen durch eine Verhinderung der letzten Teilungsschritte diese Zellelemente als brombeerähnliche Gebilde zu finden sind.

Diese Krankheitsbilder der Plastiden fehlen im allgemeinen in den Bezirken, die sich durch sektoriale Anordnung der Farbanteile auszeichnen. Hier finden wir Zellen mit farblosen Plastiden, Zellen mit ergrünten Farbträgern und solche mit Plastidengemisch.

Sobald die Pflanze ihre volle Assimilationstätigkeit entfaltet hat, treten in den neuentstehenden Blättern statt der winzigen grünen Zellnester breite grüne Flächen auf. Meist gewinnt das Grün nach dem 5.—9. Blattpaar derart die Oberhand, daß die Pflanze reingrün weiterwächst. Es kann aber auch vorkommen, daß eine Pflanze mit ihrem

Vegetationskegel im weißen Felde steckt und so langsam im Weiß verkrüppelt, besonders dann, wenn grüne Seitensprosse das Leben der Pflanze nicht mehr aufrechtzuerhalten vermögen.

Bei sektorialer Anordnung der Gewebearten ist das Weiß ± stark im Wachstum gehemmt, eine Erscheinung, die oft auffällige Asymmetrien der Blätter im Gefolge hat und von ähnlichen Fällen bei *Antirrhinum* und *Oenothera* bekannt genug ist. Verschieden starkes Wachstum der Gewebe bei mosaikartiger Panaschüre führt zu gerunzelten Blättern. Solche Individuen gingen regelmäßig ein.

Nachdem die Pflanze eine Zeitlang grün weitergewachsen ist, zeigt sie nach Noack plötzlich in einem Zwischenstadium eine auffällige Zwischenpanaschüre an den Spitzen der Laubblätter. Dieses „Zwischenstadium" fehlt bei meinen im Frühjahr ausgesäten Kulturen am Hauptsproß, zeigt sich aber an den ersten Blättern der Seitensprosse, auch wenn diese im grünen Gewebe entwickelt worden sind. Besonders auffällig tritt die „Zwischenpanaschüre" an den Basaltrieben ausgewachsener und überwinterter Pflanzen im darauffolgenden Frühjahr auf. Auch hier bevorzugt sie die Spitzen der Blätter, breitet sich in Sektoren aber auch gern bis tief in die Lamina hinein aus. Diese Panaschüre kann noch die letzten Laubblätter dicht unter der Infloreszenz erfassen, sie kann aber auch schon frühzeitig überwunden sein. Es finden sich in dieser Hinsicht Verschiedenheiten von Pflanze zu Pflanze, ja sogar an ein und demselben Individuum von Blütenschoß zu Blütenschoß. Diese Zwischenpanaschüre gipfelt oftmals nicht in einer Weiß-Grün-Färbung der Gewebsanteile, die kranken Areale sind bisweilen nur um eine Nuance im Grün verschieden von den gesunden. Von hier bis zu rein weiß-grün variegaten Individuen gibt es alle Übergänge. Die helleren Stellen sind im Wachstum wieder benachteiligt, hierdurch werden die Blattformen verzerrt. Die Plastiden sind ganz ähnlich beschaffen wie bei der Spitzenpanaschüre an den ersten Laubblättern des Hauptsprosses. Daß die Zwischenpanaschüre nicht überall das gleiche Gepräge zeigt, liegt nicht zuletzt an Verschiedenheiten der Behandlung. Eine vor winters ausgesäte Pflanze mit kräftig entwickelter Rosette wird ein anderes Aussehen haben als ein im Frühjahr ausgesätes Exemplar, dessen kräftigstes Wachstum der Hauptsproß zeigt.

Vollkommen einig gehen meine eigenen Versuchsergebnisse mit denen Noacks im Befund einer erneuten Panaschüre der Kelchblätter. Deren Buntfärbung folgt bisweilen unmittelbar einer bis dicht unterhalb der Blüte ausgedehnten „Zwischenpanaschüre" und erweist sich offensichtlich — auch anatomisch — als im Prinzip von gleicher Natur wie

diese. Geringe Unterschiede sind wohl auf Struktureigentümlichkeiten der Kelchblätter zurückzuführen.

Die beschriebene Kreuzung wurde auf Grund von 53 Bastardierungen geprüft, die mehr als 4000 Samen ergaben.

a) 3. *acutum* × *perforatum*.

Ergibt mit beiden *acutum*-Rassen als Mutter und *perforatum III* als Vater nur (etwa 30) gesundgrüne Individuen.

a) 4. *acutum* × *quadrangulum*.

acutum II × *quadr. I.* 33/359/33: Von 116 Korn (3 Kapseln) 84 normal grüne Pflanzen, die aber ihre alternden Blätter relativ rasch ausbleichen lassen.

acutum II × *quadr. II.* 33/366/40: 15 Pflanzen, davon 14 normal grün, 1 Krüppel mit weißen, kleinschuppigen Blättern. — 33/365/38: 13 grüne Pflanzen, dazu ein Exemplar mit *Acutum*-Bleichheit (s. unten).

acutum II × *quadr. III.* 33/368/19: 85 Pflanzen, davon 69 mit grünem Laub, das etwas heller als normal getönt ist, 16 mit *Acutum*-Bleichheit. — 33/373/200: Aus 111 Korn 71 Pflanzen, davon 34 grün, der Rest mit *Acutum*-Bleichheit.

acutum I und *II* × *quadr. IV.* 33/399/387: Mit *acutum I* als Mutter: Pollen von einem Individuum, das stark zur *Quadrangulum*-Panaschüre neigte. Von 136 Pflanzen sind 17 auf den Keimblättern und untersten Laubblättern *quadrangulum*-panaschiert. 28 zeigen *Acutum*-Bleichheit, oft gemischt mit *Quadrangulum*-Panaschüre. — 33/381/567: Mit *acutum II* als Mutter, der Vater zeigte keinerlei *Quadrangulum*-Panaschüre: 10 grüne Individuen, dazu 1 mit *Acutum*-Bleichheit und 1, das im ersten und dritten Blatt scharf begrenzt grün-weiß sektoriert (vermutlich mutiert) war.

acutum I und *II* × *quadr. V.* 33/401/395: *acutum I* × *quadr. V:* Von 22 Pflanzen gingen 3 ein, 16 Pflanzen gesund grün, 1 mit *Acutum*-Bleichheit, 1 mit solcher über einen Sektor von 150°. Ein Individuum ist in den untersten Bezirken scharf begrenzt grün-weiß sektoriert (Mutation). — 33/382/458: *acutum II* × *quadr. V:* Aus 71 Korn 23 Pflanzen, davon bleiben 12 gelb und gehen ein. Vom Rest sind 6 normalgrün, 4 mit *Acutum*-Bleichheit, 1 mit *Quadrangulum*-Panaschüre.

acutum I × *quadr. VI.* 33/402/388: 2 Pflanzen, die lange gelb bleiben und langsam eingehen.

An Hand der *acutum* × *quadrangulum*-Kreuzungen — die zuerst Farenholtz beschrieben hat — sei hier die *Acutum*-Bleichheit näher beschrieben:

Man sieht die Erscheinung fast niemals in einer Kreuzung bei allen Individuen im gleichen Stadium der Entwicklung auftreten, auch zeigt sie sich nie bei allen ihren Vertretern in einheitlicher Stärke. Die Bleichung kann einsetzen bei bereits entwickelten oder nahezu ausentwickelten, bis dahin gesunden Blättern dicht unter dem Vegetationskegel zu einem Zeitpunkt, wo bedeutend ältere Blätter am Sproß noch keine Spur irgendeines, etwa auf Überalterung beruhenden Bleichungs-

prozesses erkennen lassen. Es beginnen dann die Blätter von den mittleren und unteren Seitenrändern her auszubleichen, ein Vorgang, der bald zum Stehen kommen kann und dann also Blätter liefert, welche an der Basis um die Hauptnervatur einen schmalen keilförmigen Streifen und an der Spitze einen größeren Flecken grünen Gewebes besitzen, nach den Rändern aber ihr Grün verwaschen in Gelbgrün-Gelb übergehen lassen. Bei greller Beleuchtung „verbrennt" dieser ausgebleichte Anteil oft sehr rasch.

Nicht immer, und nur in der Minderzahl der Fälle, erfaßt der Ausbleichungsprozeß die Blätter erst nach ihrer Vollendung oder kurz vorher. Häufig entstehen diese bereits geschädigt und ergrünen nur zu einem Gelbgrün, das die ganze Blattfläche überzieht und nur das

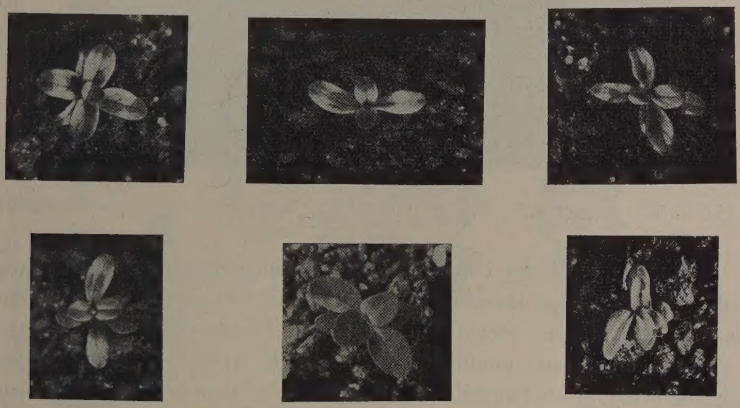

Fig. 2. *H. acutum* × *H. quadrangulum*. Junge Pflanzen mit *Acutum*-Bleichheit. Vergr. 2 ×.

Gewebe um die Nervatur etwas gesunder beläßt. In extremen Fällen, und in diese Kategorie gehört die Mehrzahl der erkrankten Pflanzen, ist dabei das Blattwachstum stärker gehemmt, und wir erhalten länglich geartete Blätter von unternormaler Größe und gelber oder sogar weißer Farbe. Die Störung kann soweit gehen, daß ausgesprochene Zwergexemplare mit kleinen Blättern und gestauchtem Sproß auftreten. Die Anzahl der gebildeten Blättchen ist dabei eher größer als bei gleichalterigen, gesunden Pflanzen.

Die *Acutum*-Bleichheit kann in den einzelnen Stadien der Entwicklung auffällig wechseln. So sind ganz allgemein die Keimblätter stets grün und groß, größer oft als normal, wenn sie mit ihrer Assimilationstätigkeit allein eine schwerkranke Pflanze ernähren müssen,

Bei schwerer kranken Individuen tritt nämlich mit dem ersten Blattpaar der Bleichungsprozeß bereits in voller Stärke ein. Er kann die Pflanze zwergenhaft halten, so daß sie zugrunde geht oder nur schwer zum Blühen kommt, er kann aber auch nach einiger Zeit normalem Grün den Platz räumen. Es kommen sogar Fälle vor, wo Grün mit Bleichheit periodisch wechselt, oder wo ein grüner Hauptsproß allein gebleichte Seitensprosse hat. So zeigt eine Pikierschale mit *acutum*-bleichen Pflanzen ein Durcheinander aller nur denkbaren Wuchs- und Krankheitsformen, vom gesunden Exemplar bis zum Krüppel.

Es sei erwähnt, daß die *Acutum*-Bleichheit auch deutlich sektorial mit verwaschener Grenzführung auftreten kann (vgl. Fig. 2, 3).

Fig. 3. *H. acutum* × *H. quadrangulum III.* Blattypen mit *Acutum*-Bleichheit.

Eine anatomische Untersuchung der ausgebleichten Blätter zeigt, daß sich die anfangs für kürzere oder längere Zeit selbständigen Chloroplasten zu Klumpen zusammenballen und bleich oder braun werden.

Daß eine nach anfänglicher Bleichheit wieder ergrünte Pflanze nur äußerlich gesund erscheint, aber latent noch die Fähigkeit besitzt, in der folgenden Generation *acutum*-bleiche Pflanzen hervorzubringen, geht aus der mannigfachen Gestalt der F_2 hervor. Hier finden wir die ganze Vielgestaltigkeit der *Acutum*-Bleichheit noch einmal, obwohl der Samen von vollkommen grün gewordenen Mutterpflanzen geerntet wurde.

a) 5. *acutum* × *rumelianum.*

Setzt nicht an.

b) Kreuzungen mit *calycinum* als Mutter.

Setzt nicht an.

c) Kreuzungen mit *hirsutum* als Mutter.

Artkreuzungen mit *hirsutum* als Mutter ergeben niemals vollen Erfolg. Anfangs scheinen die mit artfremdem Pollen bestäubten Blüten anzusetzen, die Fruchtblätter bleiben grün und wachsen sogar, bis sie

nach geraumer Zeit vertrocknen. Die Ernte ergibt nie gesunde, prallgefüllte Samen, sondern nur inhaltarme Hüllen jeglicher Größe.

Es interessierte, Einblick zu tun in die Frühstadien embryonaler Entwicklung. In kurzen Intervallen wurden Fruchtknoten von Kreuzungen fixiert, geschnitten und die verschiedenen Altersstadien der Embryonen beobachtet. Dabei zeigte sich in übereinstimmender Weise bei den Bastarden mit *acutum*, *montanum*, *quadrangulum I*, daß die ersten Teilungsschritte in Embryo und Endosperm annähernd normal durchgeführt werden. Auf einer nicht fest definierten Stufe der Entwicklung stellt das Endosperm sein Wachstum ein, die Suspensorzellen schrumpfen und werden stark färbbar, das Köpfchen des Embryo verrottet (vgl. Fig. 4).

Fig. 4. Embryonen von *hirsutum*-Kreuzungen. a. *hirsutum* × *montanum*, 5 Tage nach der Befruchtung. b. *hirsutum* × *acutum*, 7 Tage n. d. Befr. c. *hirsutum* × *montanum*, 10 Tage n. d. Befr. d. *hirsutum* × *quadrangulum I*, 10 Tage n. d. Befr. (2 Embryonen). e. *hirsutum* × *montanum*, 10 Tage n. d. Befr.

Interessant ist, daß bei *quadrangulum I* × *hirsutum* ebenfalls eine plötzliche Hemmung des Wachstums einsetzt, hier allerdings auf einer wesentlich späteren Entwicklungsstufe (s. dort).

d) Kreuzungen mit *montanum* als Mutter.

d) 1. *montanum* × *acutum*.

Im Frühjahr ausgesät, keimen die Pflanzen gut und schnell. Die Keimlinge sind kräftig, die Kotyledonen über die ganze Blattfläche mosaikartig grün-weiß gescheckt. Bisweilen finden sich auch durch Überlagerungen graugrüne Töne. Sektoriale Anordnung der Gewebe ist bisweilen angedeutet, aber nicht typisch ausgeprägt. Die gesunden

Anteile der Keimblätter ergrünen im Gegensatz zur reziproken Kreuzung recht rasch. Nirgends war am ausgewachsenen Keimblatt etwas von einer diffusen Gelbfärbung zu sehen, wie sie Noack für die Kreuzung beschreibt. Bemerkenswert ist allerdings auch hier gegenüber dem Verhalten der reinen Arten, daß die aus der Knospe sich befreienden Blätter ziemlich lange gelblich bleiben, bevor sie normal grün werden.

Auch in den folgenden Stadien verhielten sich meine Pflanzen etwas anders als die Noacks. Auf die Keimblätter folgen in keinem Falle rein grüne Blätter, wie es bei Noacks Versuchen mit einigen Ausnahmen die Regel war, sondern bis zum 3.—5. Blatt sind die ersten Laubblätter in abnehmendem Maß ausgeprägt spitzenpanaschiert. Die Stärke dieser Panaschüre ist bei den einzelnen Kreuzungen an einander entsprechenden Blättern verschieden, innerhalb einer Kreuzung aber weitgehend konstant. Diese Spitzenpanaschüre kann so ausgeprägt sein, daß sie bis zu $^4/_5$ der Fläche des ersten Blattpaares weiß erhält. Sie kann sich aber auch mit etwa $^1/_{10}$ der Lamina begnügen. Die Grenze zwischen Weiß und Grün ist an sich scharf, aber nicht geradlinig geführt, da oft Zellnester im andersfarbigen Gewebe liegen und manche grüne Spitze hinüberreicht ins weiße Feld (Fig. 5).

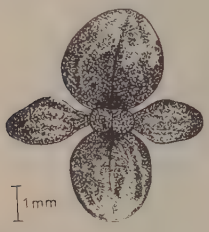

Fig. 5. *H. montanum* × *H. acutum*. Typus einer jungen Pflanze.

Bei anatomischer Untersuchung der Kotyledonen und der spitzenpanaschierten ersten Laubblätter lassen sich weiße, grüne und Mischzellen in mannigfacher Anordnung erkennen. Palisaden und Schwammparenchymzellen sind dabei ohne Unterschied beteiligt. Die Mischzellen zeigen ein ebenso verschiedengestaltiges Bild wie bei der Reziproken.

Nach dem 3.—5. Blattpaar besitzt der Hauptsproß nur noch grünes Gewebe. Die sich dann entwickelnden Seitensprosse in den Achseln der untersten Blätter zeigen wieder „Spitzenpanaschüre", die genau derjenigen bei der reziproken Kreuzung gleicht, wenn sie auch bisweilen etwas verwaschener auftreten kann. Besonders auffällig findet sich diese Art von Buntblätterigkeit bei den Pflanzen, welche vor Winters ausgesät werden und frühe kräftige Rosetten bilden.

Sobald die Blütenschosse entwickelt werden, schwindet meist jede Art von Panaschüre, um erst an den Kelchblättern, genau wie bei der Reziproken, wieder aufzutreten. Es kommen auch Formen vor, bei denen bis unmittelbar unter die Blüte zwischenpanaschierte Laubblätter vorhanden sind.

Von diesem soeben gezeichneten Typus stechen auffallend jene Individuen ab, welche zu etwa 5% unter den rund 600 Sämlingen in den Aussaaten auftraten und eine ganz andersartige Buntheit zur Schau tragen (Fig. 6). Es finden sich Pflanzen, die, bereits an den Keimblättern ± deutlich sektoriert, an den ersten Laubblättern einen Scheckungsmodus entwickeln wie ihn die reziproke Kreuzung aufweist: Die Blätter haben bis weit hinauf scharf abgesetzte weiße Sektoren, so daß der ganze Sproß in einem bestimmten Verhältnis grünweiß gescheckt erscheint. Diese Panaschüre verliert sich entweder durch Ausdehnung des grünen Anteils, oder der Sproß bleibt vollkommen in weißem Gewebe stecken und verkümmert, was allerdings nur ein einziges Mal bei etwa 600 Pflanzen vorkam.

Diese eben gezeichneten Sondertypen sind wichtig für die Deutung der Panaschüre bei der soeben abgehandelten Kreuzung und ihrer Reziproken.

Fig. 6. *H. montanum* × *H. acutum*. Typ einer sektorialen Panaschüre.

d) 2. *montanum* × *calycinum*.
Setzt nicht an.

d) 3. *montanum* × *hirsutum*.
Setzt nicht an.

d) 4. *montanum* × *perforatum* III.
Gesundgrüne, aber abnorm kleine Individuen.

d) 5. *montanum* × *polyphyllum*.
Setzt nicht an.

d) 6. *montanum* × *quadrangulum* I.

montanum I × *quadr. I*. 33/103/67: Aus 207 Korn (2 Kapseln) 4 Pflanzen weiß, 4 zuerst grün, später wie Fig. 7. — 33/109/121: Aus 110 Korn (2 Kapseln) 3 weiß, 3 grün, die gesund bleiben. — 33/107/120: Aus 119 Korn (1 Kapsel) 1 mit grünüberlaufenen Keimblättern. Die ersten Laubblätter sektoriert, geht ein. — 33/108/121: Aus 148 Korn (1 Kapsel) nur 5 weiße Keimlinge mit zum Teil schwach grünlichem Schimmer. — 33/110/314: Aus 128 Korn (2 Kapseln) 8 weiße, 9 grüne Pflanzen, welche gesund bleiben. — 33/111/315: Aus 244 Korn (2 Kapseln) 5 weiß, 7 grün, bleiben grün, zeigen aber stark verlangsamten Ergrünungsprozeß der jung entstehenden Blätter. 1 Pflanze hat grüne Keimblätter, bleibt aber bei den ersten Laubblättern in Weiß stecken, ist also ein Scheck.

Die Samen dieser Kreuzung keimen spärlich, die wenigen Keimlinge zeigen 2 Typen der Wuchsform. Im allgemeinen findet man die Hälfte aller Keimpflanzen schön grün, jedoch sind auch diese augenscheinlich gesunden Exemplare nicht alle gegen Erkrankung geschützt. In einigen Fällen greift im Verlaufe der späteren Entwicklung eine Scheckung Platz, welche der Mosaikpanaschüre von *mo.* × *ac.* auffallend ähnelt (Fig. 7). Die andere Hälfte der Pflanzen weist rein gelbe, später weiße Kotyledonen auf. Nur selten überzieht hier ein grünlicher Schimmer die Lamina, der die Pflanze noch einige Zeit am Leben erhalten kann.

montanum I × quadr. II. 33/113/557: Aus 104 Korn (3 Kapseln) 17 Pflanzen, davon blieben nur 4 etwa 3 Monate am Leben. — 33/114/439: Aus 214 Korn (4 Kapseln) 34 Pflanzen, welche verschieden schnell vor der Blüte eingehen.

Die Pflanzen sind auf den Keimblättern ± stark grünweiß marmoriert. Die Laubblätter enden — schnell in weißem Gipfel (Fig. 7).

Fig. 7. *H. montanum × H. quadrangulum II.* Typen panaschierter Blätter.

montanum I × quadr. III. Keimung schlecht, aus 252 Korn (2 Kapseln) 33 Pflanzen. Die Keimblätter entstehen gelblichweiß. Bald greift eine grüne Wolkung Platz, die sich in der Farbintensität vertieft. So differenziert sich eine Panaschüre nach weiß in marmorartiger Anordnung heraus. Die ersten Laubblätter zeigen Spitzenpanaschüre nach weiß, ähnlich der von *mo. × ac.*, nur sind die Grenzen zwischen den einzelnen Farbteilen verwaschener und die Blattränder stärker in Mitleidenschaft gezogen. In den späteren Stadien des Wachstums, etwa vom 4.—5. Blatt ab, tritt die Panaschüre stark zurück. Nur die jüngsten Laubblätter ergrünen schwerer als normal. Rückfälle in ausgeprägte Panaschüre kommen vor (Zwischenstadium). Von den 33 Pflanzen dieser Kreuzung zeigten 7 diesen Entwicklungsgang, 10 Pflanzen gingen vorzeitig ein, 16 brachten nur weiße Keimblätter hervor und starben bald ab.

montanum I × quadr. IV. Äußerst schwacher Ansatz, Samen keimt nicht.

montanum I × quadr. V. Grüne Pflänzchen, die krüppelhaft bleiben und nicht zur Blüte kommen.

Die Mosaikpanaschüre geht als gemeinsamer Zug durch die *montanum* × *quadrangulum*-Kreuzungen.

d) 7. *montanum* × *rumelianum.*

Setzt nicht an.

e) Kreuzungen mit *perforatum* als Mutter.

Die Kreuzungen dieser Kategorie wurden abgetrennt und einer späteren Untersuchung vorbehalten. Sie liefern wenig Material zu unserem Problem der Buntblätterigkeit: von mehr als 1000 Bastardindividuen wiesen nur 3 eine vorübergehend schwache sektoriale Panaschüre auf (in Kreuzungen mit *hirsutum*). Um so interessanter sind diese Kreuzungen wegen der unverkennbaren Mutterähnlichkeit der Bastarde (s. Farenholtz!) bei allerdings häufiger unterschiedlicher Wuchsform. Da eine abnorme Embryoentwicklung vermutet wird, können weitere Schlüsse erst gemacht werden, wenn die Embryologie der reinen Art und ihrer Bastarde klargelegt ist.

f) Kreuzungen mit *polyphyllum* als Mutter.

Setzt nicht an.

g) Kreuzungen mit *quadrangulum* als Mutter.

g) 1. *quadrangulum* × *acutum*.

quadrangulum I × *acutum*. Bestäubt 48 Blüten. Ansatz zwischen 58 und 91 Korn je Kapsel. Keimung gut. Die Pflanzen durchlaufen alle Entwicklungsstadien gesund und kräftig. Die Bastarde sind auf allen Altersstufen merklich gegenüber den gleichalten Eltern im Wuchs gefördert. Unter 730 Pflanzen zeigte nur ein einziges Individuum einen schmalen weißen Sektor auf dem 3. und 5. Blatt. Das Ergebnis bleibt dasselbe, gleichgültig, ob *quadr. I a* oder *quadr. I b* als Mutter, bzw. *acutum I* oder *acutum II* als Vater verwendet werden.

quadrangulum II × *acutum I*. 33/234/526: 31 Pflanzen, davon 29 grün, 2 mit *Quadrangulum*-Panaschüre am ersten Blattpaar.

quadrangulum III × *acutum*. 33/318/190 ac. I als Pollenlieferant. Von 31 Pflanzen sind 20 grün, 11 zeigen *Acutum*-Bleichheit in den Jugendzuständen. — 33/319/52 ac. II als Pollenlieferant. Von 53 Pflanzen nur eine mit *Acutum*-Bleichheit.

quadrangulum IV × *acutum I* und *II*. Die Kreuzung hat nur gesundgrüne Exemplare. Allerdings zeigt sich ein auffallend inhomogenes Wachstum; es gibt Individuen, welche luxurierend die Eltern an Wüchsigkeit übertreffen. Von hier bis zur Kümmerpflanze sind alle Abstufungen vertreten.

quadrangulum V × *acutum I*. Von 20 Pflanzen sind 18 grün, 2 zeigen schwache *Quadrangulum*-Panaschüre.

Bemerkenswert ist, daß Farenholtz gerade von dieser Kreuzung seine variegaten Sämlinge beschrieben hat.

g) 2. *quadrangulum* × *calycinum*.

Setzt nicht an.

g) 3. *quadrangulum* × *hirsutum*.

Die Wahl der Elternrassen hat auf das Ergebnis der Kreuzung keinen Einfluß.

quadrangulum I × *hirsutum*. 43 Blüten befruchtet. Ansatz verschieden, Ernte zwischen 28 und 94 Korn je Kapsel. Keimung gut. Die Pflanzen bleiben sehr bald im Wachstum zurück. Sie sind 2 Monate nach der Aussaat erst beim 2. Blattpaar angelangt und haben dann eine Höhe von max. 5 mm. Auf diesem Stadium verweilen sie bis zum Juli, dann vertrocknen sie langsam. Bis zuletzt haben sie reingrüne Blätter.

Die Reziproke zeigt ebenfalls gehemmte Individuen, die aber bereits als Embryonen in der Samenschale stecken bleiben (vgl. oben).

quadrangulum V × *hirsutum*. Kümmerexemplare wie mit *quadrangulum I*.

g) 4. *quadrangulum* × *montanum*.

quadrangulum I × *montanum*. Belegt wurden 27 Blüten. Ansatz gut, jede Kapsel lieferte zwischen 40 und 80 Samenkorn. Keimung mittel. Der Entwicklungsgang sei für 33 156 289 geschildert (mit *quadr. I a* und *mont. I*): Die

Keimblätter entfalten sich gelbgrün. Im Verlaufe zweier Wochen überwinden sie die Hemmung und werden normalgrün. Die Laubblätter entstehen ebenfalls hellgrün, bisweilen beinahe gelb. Erst wenn sie beinahe ausgewachsen sind, differenzieren sich weiße und grüne Anteile deutlicher heraus. Am Ende erhalten wir einen Blattypus etwa von der Gestalt der Fig. 8. Formverbildungen durch Entwicklungsstörungen kommen vor. Der Panaschüregrad ist von Pflanze zu Pflanze verschieden. Es kann mehr als die Hälfte der Lamina von weiß bedeckt werden, es können aber auch nur einige kaum sichtbare weiße Spitzenspritzer zu finden sein. Dabei bleibt das Bild der Scheckung an einer Pflanze im allgemeinen für die ersten Laubblätter jeweils das gleiche. Die Panaschüre wird zurückgedrängt, wenn im Spätfrühjahr ein schnelleres Wachstum einsetzt. Die jungen Blätter entstehen zwar auch dann noch gelbgrün, sie dunkeln aber über die ganze Fläche recht schnell nach, so daß die Pflanze ein normalgrünes Aussehen gewinnt.

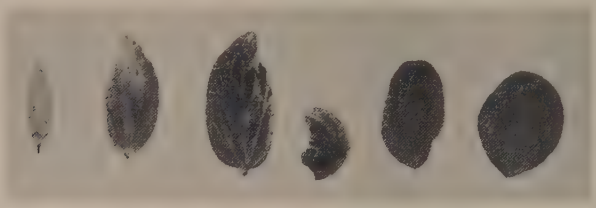

Fig. 8. *H. quadrangulum I* × *H. montanum*. Nach links in Weiß ausklingende Blattfolge eines Sprosses. Nat. Gr.

Die Entwicklung der Blütenschosse im 4.—5. Monat trägt ein neues, differenzierendes Moment in das Bild der Kreuzung ein. Es bilden sich zwei Grundformen heraus:

Bei einem Teil der Pflanzen mindert sich die Fähigkeit der jungentstehenden Blätter, von hellgelbgrün nach homogen dunkelgrün nachzudunkeln. Von der Spitze her frißt sich von einem Blattpaar zum nächstjüngeren ein weißer Anteil immer tiefer in die Lamina ein, bis am Ende nur noch hellgelbe Blätter mit spärlichen grünen Spritzern übrigbleiben. Dabei sind die Internodien kurz und die Blätter weisen Entwicklungsstörungen aller Art auf. Fig. 8 zeigt eine solche nach weiß ausklingende Blattfolge. An den Seitensprossen, auch wenn sie in den Achseln grüner Blätter hervorbrechen, vollzieht sich die gleiche Entwicklung. Nur wesentlich jäher, ohne allmählichen Übergang, folgt hier auf ein grünes Blatt ein fast weißes. Ringen sich, wie es nur in den seltensten Fällen vorkommt, solche Pflanzen bis zur Blüte durch, dann sind die Kelchblätter fast weiß, die Perigonblätter blaß und von helleren Sektoren längsdurchzogen.

Die zweite Grundform zeigt ein wesentlich gesünderes Gepräge. Nach überwundener Jugendpanaschüre wachsen die Pflanzen gesund weiter, ohne bei Entwicklung der Blütenschosse einen Rückfall zu erleiden. Die Pflanzen werden sehr kräftig, die Blätter groß (Fig. 9). An die Plastidenerkrankung erinnert noch die lichtgrüne Laubfarbe, die helle Blattbasis und ein Anthozyanschleier über der Unterseite der Blätter.

Wenn die geschilderten beiden Entwicklungsformen auch durch alle hergestellten Kreuzungen durchblicken und sich ohne Mühe voneinander trennen lassen, so sind Abweichungen von der Norm doch nicht allzuselten. Bisweilen werden auch nach Wochen die Keimblätter nicht homogen dunkelgrün, sondern

bleiben über die ganze Blattfläche grün-weiß marmoriert. Hin und wieder ist der Modus der Panaschüre beim ersten Blattpaar ein anderer, indem hier noch keine Weißspitzigkeit, sondern eine feine Marmorierung über die Lamina Platz hat, ähnlich wie es ja auch bei den Keimblättern der Fall sein kann. Die folgenden Laubblätter sind dann normal spitzenpanaschiert. Es gibt Fälle, in denen dieses ganze Stadium der Jugendpanaschüre in Wegfall kommt und sich erschöpft in einer allgemeinen erschwerten Ergrünungsfähigkeit der Chloroplasten in den neuentstehenden Blättern. Auf der anderen Seite können aber auch die ersten Blätter so stark geschädigt sein, daß die Pflanze nicht in das grüne Stadium der halbwüchsigen Individuen einzutreten vermag, und daß unmittelbar auf die Jugendpanaschüre die Weißgipfeligkeit folgt. Auch vollkommene Zwerge sind zu beobachten, die nur etwa 2 cm groß werden, ihre allen Grüns baren Blätter nur zu weißen Schuppen ausbilden und allein von der Assimilationstätigkeit des grünen Stengels leben.

Zur näheren Charakterisierung der Kreuzung seien einige Zahlen beigefügt: 33/156/289: 13 Krüppel der erstbeschriebenen Form und 15 Riesen des zweiten Typus. — 33/158/324: 9 Krüppel, 6 Riesen. — 33/157/299: 3 Krüppel, 4 Gesunde. — 33/160/362: 7 bleiche, 25 grüne Individuen. — 33/155/279: Alle 11 Pflanzen bleiben in Weiß stecken. — 33/151/214: Alle Pflanzen enden bleich. — Wurde *quadr. I b* als Mutter verwendet, verschob sich das Verhältnis merklich zugunsten der gesunden Form. — Ein spezifischer Einfluß der verwendeten *montanum*-Rasse konnte nicht beobachtet werden.

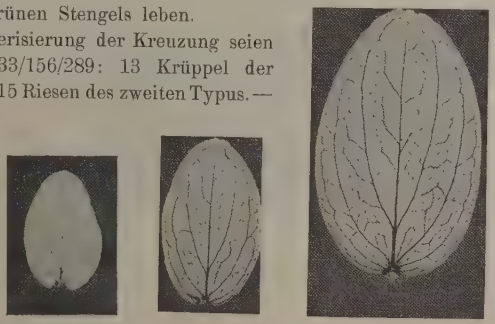

Fig. 9. Blattypen: 1. *H. quadrangulum I* selbst. 2. *H. quadrangulum I* × *H. acutum*. 3. *H. quadrangulum I* × *H. montanum*.

quadrangulum II × *montanum I*. 33/235/562: Von 5 aufgegangenen Pflanzen bleibt nur ein grünes Kümmerexemplar einige Zeit am Leben.

quadrangulum III × *montanum I*. Wie meist bei den *quadr.* × *mo.*-Kreuzungen zeigt sich auch hier eine allgemeine Lebensschwäche. Parallel läuft eine Schädigung des Plastidenapparates. — 33/321/78: 39 grüne Pflanzen, welche nach kurzer Zeit verkümmern. 3 Pflanzen sind in den ersten Blättern homogen ausgebleicht, gehen bald zugrunde. 3 haben reinweiße Keimblätter, leben nur einige Tage. 26 Pflanzen haben weiße Keimblätter mit teilweise grünlichem Anflug. Es werden noch 1—3 Paar ähnlich grüngewolkte bleiche Laubblätter gebildet, dann gehen alle ein. 36 Individuen mit fast gesundgrünen Keimblättern, das erste Laubblattpaar aber ist weiß oder schwach grün überlaufen. In einigen Fällen sind die grünen Partien deutlicher markiert, so daß eine grünweiße Marmorierung zutage tritt. Auch von diesen Pflanzen bleibt keine lange am Leben.

quadrangulum IV × *montanum I*. 33/261/390: Keimt recht schlecht. Ein großer Teil der Samen bleibt in der Testa stecken und streckt Wurzel und Hypokotyl nur einige Millimeter hervor. Ausgepflanzt werden konnten nur 1 grüne

Kümmerpflanze und 2 winzige Individuen mit grünweiß marmorierten Keimblättern. Auch diese Exemplare gingen bald ein.

quadrangulum V × montanum I. 33/290/389: Aus den 84 Korn einer Kapsel 25 Pflanzen. — Davon gehen 14 schnell ein, die restlichen haben gelbe Keimblätter, welche gehemmt ergrünen und dabei einige kleine Flecken in weiß aussparen. Die ersten Laubblätter wachsen entwicklungsgestört lanzettlich und sind ausgewachsen an Spitze und Seite zu etwa $^3/_4$ reinweiß. Bei den später entstehenden Blättern zieht sich oft der Weißanteil tiefer in die Lamina hinein, die Grenzen werden unscharf, und es entstehen verwaschen marmorierte Blätter. Die jungen Blätter entstehen alle reingelb, erst allmählich differenzieren sich die einzelnen Farben heraus.

Die durchgehende Neigung zur Mosaikpanaschüre, oft mit periodischer Veränderung der Blattfarbe, ist bei allen *quadrangulum* × *montanum*-Kreuzungen und ihren Reziproken offensichtlich.

g) 5. *quadrangulum* × *perforatum.*

quadrangulum I × perforatum I. 32/95/159: 26 Pflanzen, davon zeigen 6 in der Jugend Mosaik- oder Sektorialpanaschüre, 5 davon werden gesund, 1 geht am zunehmenden Weißanteil zugrunde.

quadrangulum I × perforatum II. 33/175/218: 38 gesundgrüne Pflanzen eine in den Keimblättern und im ersten Blattpaar weißgrün marmoriert, später sektoriert.

quadrangulum I × perforatum III. 33/177/304: 37 gesunde Pflanzen, eine auf den ersten Blättern schwach marmoriert, eine über 60° sektoriert. Beide Individuen werden im Alter gesund.

quadrangulum I × perforatum IV. 33/216/242: 28 gesunde Pflanzen, eine in der Jugend schwach weißbunt sektoriert.

quadrangulum II × perforatum II. Unter den grünen Pflanzen befinden sich immer 3—10 % nach weiß sektorierte, die früh ausheilen oder mit weißem Gipfel rasch eingehen.

quadrangulum IV × perforatum III. 33/262/391: Bei 24 von 30 Pflanzen deutliche *Quadrangulum*-Panaschüre, die sich bald verliert.

quadrangulum V × perforatum I—IV. Grüne Bastarde, oft von *Quadrangulum*-Panaschüre heimgesucht. Nur ein Individuum unter 246 in der Jugend weißbunt sektoriert, es sei aber darauf hingewiesen, daß schwachweißbunte Sektoren unter der *Quadrangulum*-Panaschüre verborgen liegen können.

g) 6. *quadrangulum V × polyphyllum.*

33/300/430: 13 Pflanzen. Keimblätter grün, 4 bleiben klein, die übrigen 9 zeigen Spitzenpanaschüre in den ersten Laubblättern vom gleichen Typ wie bei *quadr. I × mont.* Vorübergehend kann die Panaschüre nachlassen, bis sie bei Bildung der Blütenschosse wieder verstärkt einsetzt. Ist die Pflanze noch imstande, Blüten zu bilden, dann zeigen die Kelchblätter Panaschüre ähnlich *montanum × acutum*

g) 7. *quadrangulum* × *rumelianum.*

quadrangulum IV × rumelianum. Ähnlich g) 6. 33/272/425: Die 83 Pflanzen zeigen auf den Keimblättern keine oder nur schwache Marmorierung. Die ersten Laubblätter zu $^1/_4$ weißspitzig. Die Erscheinung ähnelt derjenigen an den Jugend-

blättern von *mo.* × *ac.*, nur sind im vorliegenden Falle die Grenzen zwischen den beiden Anteilen schärfer gezogen. Ein kleiner Teil der Pflanzen ergrünt vollständig. In der Mehrzahl der Fälle nimmt der Weißanteil bis zur Bildung der Blütenschosse stark zu, und die Pflanzen bleiben im weißen Gipfel stecken. In einigen Fällen bleibt das Verhältnis Grün : Weiß länger konstant. In solchem Falle werden auch Blüten gebildet. Die Kelchblätter entbehren fast alles Grüns, vor allem die Spitzen sind reinweiß. Die Blütenblätter sind bleichgelb, von fast weißen Sektoren längs durchzogen.

quadrangulum V × *rumelianum.* 33/301/424: 7 Pflanzen, davon 3 winzig, 4 gleichen der Kreuzung *quadr. V* × *polyphyllum.*

Es ist hier der Ort, die *Quadrangulum*-Panaschüre näher zu beschreiben. Sie verschont keine Entwicklungsperiode und kann von den Keimblättern bis hinauf zu den Kelchblättern in allen Entwicklungsstadien auftreten. Zu ihr gehört die Variegation jener Individuen, welche Blätter mit sektorialer Aufspaltung nach Grünlichgelb besitzen (Fig. 10). Die Menge des erkrankten Gewebes kann im Laufe der Entwicklung gleichbleiben, sie kann zu- oder abnehmen. Die helleren Sektoren unterscheiden sich in vielen Fällen kaum von dem normalen Grün, sie können aber auch bis hinein ins Hellgelbe spielen. Die Grenzen sind stets scharf. In einigen Fällen kann der gelbe Sektor die 360° des Sprosses vollkommen überdecken, und es entstehen so homogen gelblichgrüne Sprosse. Besonders gern tritt die Krankheit an den jungen Trieben zweijähriger Pflanzen im Frühjahr auf, wo sie aber bald von gesundem Grün überwunden wird.

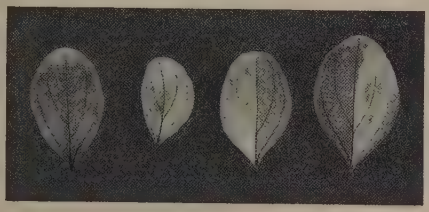

Fig. 10. Typische *Quadrangulum*-Panaschüre (Naturselbstdruck, Tonwerte verkehrt).

Anatomisch zeigen die von der *Quadrangulum*-Buntheit befallenen Pflanzen normalgrüne Anteile und Zellgruppen mit einheitlich ± ausgebleichten Chloroplasten. Mischzellen wurden nicht beobachtet.

Über die Weitergabe der *Quadrangulum*-Panaschüre an die Nachkommen geben die folgenden Versuche Aufschluß:

Mutterpflanze: *H. quadr. V*	Nachkommenschaft:
Gesundgrün	Ohne *Quadr.*-Panaschüre
Bis zur halben Höhe *quadr.*-panaschiert	31% aller Individuen *quadr.*-panaschiert
Stark *quadr.*-panaschierte Grundrosette	72 % „ „ „ „
Blütenschosse bis obenhin *quadr.* panaschiert	78% „ „ „ „

h) Kreuzungen mit *rumelianum* als Mutter.

Setzt nicht an.

5. Diskussion der Kreuzungsergebnisse.

Aus den Kreuzungsergebnissen geht die Mehrfachnatur der Buntblätterigkeit bei Hypericum deutlich hervor. Es ist nunmehr unsere Aufgabe, Ordnung in die Fülle der Erscheinungen zu bringen:

1. Leicht lassen sich die Fälle mit einer chlorotischen Bleichung des Blattgrün ausgliedern. Solche Hungertypen treten bei unsachgemäßer Behandlung (ungeeigneter Boden, Trockenheit u. dgl.) auch in reinen Linien auf, sie sind von den übrigen Typen der Buntblätterigkeit klar zu scheiden. Eine chlorotische Schädigung der Elternpflanze wirkt noch in der folgenden Generation nach (geringeres Samengewicht, schwächerer Wuchs).

2. Fällen ausgesprochener Chlorose — aber auch der *abasiflava*-Mutante von *Antirrhinum*, vgl. Schick und Stubbe 1932 — ähnelt äußerlich die „*Acutum*-Bleichheit".

Fig. 11. *H. (ac. × quadr.)* F_1: spontan bestäubt. Liefert je nach Stellung der Kapsel an der Mutterpflanze (durch Kreuze bezeichnet) einen verschiedenprozentigen Anteil an *acutum*-bleichen Nachkommen.

Sie erfaßt im allgemeinen nur Bastarde, bei denen *acutum* Mutter ist, kann in Einzelfällen aber auch durch *acutum* als Vater übertragen werden. Besonders verbreitet ist sie bei den *acutum* × *quadrangulum*-Kreuzungen. Bodeneinfluß allein als Ursache der Bleichheit anzusehen, ist nicht angängig; denn die zur Kontrolle im gleichen Kasten ausgesetzten Elternpflanzen zeigten keinerlei ähnliche Erscheinung. — Auch um eine leicht übertragbare Virus-Krankheit scheint es sich nicht zu handeln, hatte doch eine Infektion gesunder Blätter mit dem Blattbrei kranker keinen Erfolg. Es muß also wohl eine Schädigung der Plastiden vorliegen, die von der ungünstigen genomatischen Konstitution der betreffenden Bastarde ausgeht. Daß die Reziproken nicht gleich häufig und gleich stark geschädigt erscheinen, könnte an Cytoplasmawirkungen liegen.

Die Bleichheit tritt auch in der zweiten Bastardgeneration auf. Nach Beobachtung an H. *(ac. × quadr.)*-F_1 (Fig. 11) kann die Intensität des Auftretens der Bleichheit innerhalb einer Nachkommenschaft von der Stellung der Samenkapsel an der Mutterpflanze abhängig sein.

Je weiter unten an der Trugdolde eine Kapsel sitzt, desto höher ist der Anteil an bleichen Individuen.

Soviel aus der kurzen Schilderung von Farenholtz zu ersehen ist, erhielt er bei seinen *acutum-quadrangulum*-Kreuzungen — besonders mit *acutum* als Vater — die gleiche Bleichheit wie sie hier beschrieben ist. Ob Plastidenentmischung, die Renner (1929, S. 31) vermutete, hier eine wesentlichere Rolle spielte als bei unserem Material, ist nicht zu entscheiden, weil nicht mitgeteilt ist, ob grüne und blasse Bezirke scharf getrennt waren.

3. Eine ähnliche Störung des Ablaufes der Lebensvorgänge, wie bei der *Acutum*-Bleichheit, liegt zweifellos auch vor in den Fällen, in denen die Buntheit mosaikartig, vor allem als „Spitzenpanaschüre" der Blätter, oft mit periodischer Veränderung der Blattfarbe auftritt. Diese Art der Panaschüre geht klar erkennbar ein in die *acutum-montanum*-Bastarde, wie unten noch ausführlicher beschrieben wird. Bei den *montanum-quadrangulum*-Kreuzungen beider Richtung zeigt sich der gleiche Modus der Buntblätterigkeit, wenn er auch hier durch andere Einflüsse (verborgene Heterozygotie und Spaltung in Wuchs- und Farbtypen wie bei *montanum* I × *quadrangulum* I oder andere spezifische Eigenheiten der verwendeten Arten und Rassen) in seiner Reinheit bisweilen getrübt wird. In voller Klarheit tritt die Mosaik-(Spitzen-)Panaschüre wieder bei den Kreuzungen *quadrangulum* × *rumelianum* und *quadrangulum* × *polyphyllum* auf.

Die Plastiden werden hier durch die jeweilige Kernkombination in unregelmäßigerer Weise beeinflußt als bei der *Acutum*-Bleichheit. Unter günstigen Umständen können die Plastiden noch ergrünen, unter gewissen Bedingungen aber, besonders an Blattspitzen, doch mitunter schon in den Kotyledonen, bleiben sie unterhalb der Schwelle der Ergrünungsfähigkeit. Innere oder äußere, zeitlich wechselnde Einflüsse vermögen die periodische Änderung der Blattfärbung hervorzurufen.

Einige Befunde deuten darauf hin, daß die Mosaikpanaschüre auch spontan bei den Arten auftreten kann, doch wurden die diesbezüglichen Arten nicht auf ihre genetische Reinheit untersucht.

4. Unter den Typen der Sektorialpanaschüre beansprucht jener besondere Aufmerksamkeit, der wohl durch Entmischung zweier Plastidensorten hervorgerufen wird. Er liegt unserer Auffassung nach bei dem sektorial gefügten Teil der Buntheit der *acutum-montanum*-Bastarde vor (ob auch bei *ac.* × *quadrangulum*?), wie unten näher ausgeführt wird.

Dem Habitus nach könnten hierher auch die Fälle von Panaschüre gehören, die sich bei *perforatum*-Kreuzungen finden. Ehe aber

entschieden ist, ob die Vermutung von Apomixis bei *perforatum* zu Recht oder Unrecht besteht, können letzte Folgerungen nicht gezogen werden. Einige Befunde legen die Annahme nahe, daß mit dem Pollenschlauch *perforatum*-Plastiden überführt werden, die in dem jeweiligen Partner mit der betreffenden Kernkombination nicht ergrünen können und entmischt werden. Die zu erwartenden starken Schecken bei Artkreuzungen mit *perforatum* ♀ müßten dann ausbleiben, wenn der das Ergrünen der Plastiden hemmende Genomanteil durch abnorme Embryoentwicklung eliminiert wird.

5. Ganz gelegentlich auftretende Panaschüre verdankt offensichtlich einer Mutation (wohl meist von Plastiden) ihre Entstehung. Hierher mögen, außer den in der Literatur beschriebenen spontanen Schecken, vereinzelte variegate Individuen gehören, die in den Protokollen vermerkt sind. Zu den Mutationen möchte ich auch, trotz ihrer Häufigkeit, die Quadrangulum-Panaschüre zählen (s. oben). Ob es sich dabei um besonders instabile Plastiden oder um labile Gene handelt, ist nicht zu entscheiden.

6. Verschiedene Typen der Panaschüre auf dem gleichen Objekt: Daß mehrere Typen der Buntheit auf ein und derselben Pflanze, sich gegenseitig überdeckend, auftreten können, ist selbstverständlich, und leicht zu beobachten ist eine solche Kombination nach unserer Auffassung an den *acutum* × *montanum*-Kreuzungen. Noack lehnt gerade für diesen Fall die Theorie der Plastidenentmischung mit ausführlicher Begründung ab. Und daß nicht alle Erscheinungen der Buntblätterigkeit bei diesen Bastarden mit Plastidenentmischung zu erklären sind, ist allerdings sicher, aber es liegt nahe, die Gesamterscheinung in Teilvorgänge mit verschiedenen Ursachen aufzulösen. Schon Noack (31, S. 97) hat erwogen, „ob es sich bei den verschiedenen Typen der Buntblätterigkeit der reziproken Bastarde — Scheckung mit scharfen Grenzen und sektorialer Anordnung einerseits, und verwaschene Buntfärbung andererseits — um zwei prinzipiell voneinander verschiedene Erscheinungen handelt, die nur zufällig auf demselben Objekt vereinigt sind", doch hält er dies für „nicht wahrscheinlich". Wir wollen zeigen, daß gerade durch Auflösung der Gesamterscheinung in ihre Teile eine befriedigende Erklärung zu erhalten ist.

a) Auf Plastidenübertritt durch den Pollenschlauch läßt sich die auffällige, scharf begrenzte sektoriale Panaschüre zurückführen. Wir nehmen, wie es auch Noack versuchsweise getan hat, an, daß die *acutum*-Plastiden im Gegensatz zu denen von *montanum* im Zusammenleben mit der Bastardkernkombination überhaupt nicht ergrünen können.

Ist *acutum* Mutter, dann müßten bei der Kreuzung mit *montanum*-♂ alle Keimlinge an sich weiß sein. Es werden aber durch den *montanum*-Pollenschlauch ergrünungsfähige Plastiden in genügender Zahl übertragen. Deshalb erscheint der Bastard meistens stark weiß-grün panaschiert. Wenn diese Schecken bald ausheilen, so läßt sich das ungezwungen durch die Annahme erklären, daß die grünen Chromatophoren sich schneller vermehren als die farblosen.

Bei der reziproken Kreuzung *montanum* × *acutum* wären an sich ungestörte Pflanzen zu erwarten. Nun überträgt aber der Pollenschlauch von *acutum* Plastiden, welche mit der vorhandenen Kernkombination nicht ergrünen können, also krank werden. Im allgemeinen werden diese „kranken" Plastiden dank der schnelleren Vermehrung der gesunden rasch unterdrückt. Hin und wieder treten aber doch so viele kranke Plastiden mit über, daß an den jungen Pflanzen eine Panaschüre deutlich wird. Solche Individuen mit scharf sektorierten Laubblättern traten sowohl in den eigenen (bis zu 5%) als auch in Noacks Kulturen auf. Auch die „Keimblätter von *mo.* × *ac.* können in seltenen Fällen gescheckte Panaschüre aufweisen" (Noack 1931, S. 97).

b) Mit diesen durch die Plastidentheorie erfaßbaren Erscheinungen, welche notwendigerweise reziproke Verschiedenheiten aufweisen müssen, erschöpft sich die Erkrankung der Plastiden nicht. Es lagert sich eben jene bereits angedeutete periodische Veränderung der Ergrünungsfähigkeit der Plastiden über. Wenn oben der Vereinfachung halber angenommen worden war, daß die *montanum*-Plastiden — und um solche allein handelt es sich in den grünen Geweben beider Reziproken — sich mit dem Bastardkern ebensogut entwickeln könnten wie mit reinen *montanum*-Kernen, so erfährt diese Annahme eine Einschränkung insofern, als auch die *montanum*-Plastiden nicht vollkommen unempfindlich sind für ein Zusammenleben mit dem Bastardgenom. Auch die gesündesten Gewebe beider Reziproken ergrünen viel langsamer als reines *montanum*. Nach beiden Kreuzungsrichtungen gehen diese Störungen so weit, daß ausgesparte Stellen der Keimblätter und die Spitzen der ersten Laubblätter überhaupt nicht zu ergrünen vermögen. Ein gleiches gilt hinsichtlich der „Spitzenpanaschüre" des „Zwischenstadiums" und der Panaschüre der Kelchblätter. Unterschiede wie die zwischen Kelchblatt- und Laubblattpanaschüre sind wohl auf entwicklungsgeschichtliche Besonderheiten zurückzuführen. Die Störung der Plastiden ist also in verschiedenen Stadien der Ontogenese und sogar in verschiedenen Bezirken eines und desselben Blattes ungleich

stark, sie zeigt ausgesprochene Periodizität. In beiden Kreuzungsrichtungen verlaufen diese periodischen Vorgänge im allgemeinen parallel; geringe Unterschiede zwischen den Reziproken werden wohl cytoplasmatisch bedingt sein.

Da an der gleichen Pflanze, sogar am gleichen Blatt beide Typen der Panaschüre aufzutreten vermögen, können sie sich in ihrer Wirkung überlagern und so zu Fehldeutungen Anlaß geben.

Daß auch bei *Oenothera* nicht alle Erscheinungen der Buntblätterigkeit mit der Plastidentheorie zu erfassen sind, zeigen die erst grünen, dann im basalen Zuwachs ausbleichenden Kotyledonen von *Oe. (Lam. × Hook.) velutina*. „Hier liegt keine Entmischung verschiedener Chloroplastensorten vor, sondern ein Vorgang der Periodizität" (Renner 1924, S. 316).

Zu betonen ist, daß auch in anatomischer Hinsicht die als periodisch schwankende Störung gedeuteten Erscheinungen ein anderes Bild zeigen als die Bezirke mit sich entmischenden Plastiden. Und weiter möchte ich als eine starke Stütze für die Mehrfachnatur der Erscheinung die Tatsache ansehen, daß jenes Krankheitsbild, welches wir als periodische Störung auffassen, bei Kreuzungen anderer Arten rein auftritt.

Zuletzt sprechen die sofort zu erörternden Versuche Noacks mit einem bunten *H. acutum* für unsere Auffassung.

Noack (1933) versucht ein Experimentum crucis, indem er an einer weißbunten Knospenmutation von *H. acutum* in mannigfachen Kreuzungen das Verhalten der Plastiden verfolgt. Verschieden stark bunte Blüten werden geselbstet oder zu Kreuzungen mit Grün in beiden Richtungen verwendet.

Die Ergebnisse dieser Kreuzungen sprechen eindeutig für die Plastidentheorie. Die zur Erklärung nötige Annahme, daß die grünen Plastiden sich schneller vermehren als die weißen, ist sicher nicht gewaltsam.

Die Verbindungen zwischen grün und bunt entsprechen in bezug auf den Typus der Buntblätterigkeit gerade dem Teil der komplexen Erscheinung, den wir auf Plastidenübertragung zurückgeführt haben. Der andere Typ von Scheckung dagegen, den wir als periodische Veränderung der Ergrünungsfähigkeit ein und derselben Plastidensorte, nämlich der *montanum*-Plastiden, deuten, tritt hier nicht auf und darf hier nicht auftreten. Das Ergebnis ist durchaus verständlich, wenn wir bedenken, daß die von Natur farblosen Chromatophoren des mutierten *acutum* sich in der Eizelle eines grünen *acutum* so verhalten müssen wie die an sich grünen Chromatophoren eines *acutum*, welche durch den Pollenschlauch in die Eizelle eines ebenfalls grünen *montanum* gebracht werden, dort aber infolge ihrer Unverträglichkeit mit der Kernkombination *mont.* × *ac.* nicht ergrünen können.

Die Unmöglichkeit der Plastidentheorie folgert Noack weiter aus den Kreuzungen des erwähnten bunten *acutum* mit einem grünen *montanum*. Noack erhielt aus den Kreuzungen *montanum* × *acutum* weiß und × *acutum albotunikat* stets mehr oder weniger hellgelblichgrüne verwaschen bunte Keimlinge, wie bei *montanum* × *acutum* grün. Also verhalten sich die Chromatophoren von *acutum* weiß gegenüber

der Kernkombination *ac.* × *mo.* wie die von *acutum* grün, eben wie es die Theorie verlangt. Sie treten im Bastard selten in Erscheinung, und wenn, dann sind sie natürlich farblos.

Auch die Bestimmung des „Scheckungswertes", die Noack vornimmt, scheint mir gegen seine Auffassung zu sprechen, nicht für sie, wie er annimmt.

Die Kreuzung *acutum* grün × *acutum* weiß ergibt einen Scheckungswert von 3,57, eine Zahl, welche die relative Plastidenmenge angibt, die durch den Pollenschlauch in die Eizelle übertragen wird. Demgegenüber weist der Bastard *montanum* × *acutum* weiß einen Scheckungswert von 15—20% auf. Da nun nicht einzusehen ist, so folgert Noack, daß bei Artkreuzungen mehr Plastiden übertragen werden als bei Sippenkreuzungen, ist die Plastidentheorie zur Erklärung ungeeignet. Demgegenüber ist aber zu sagen, daß bei der Artkreuzung das oben erwähnte Zusammenklingen von vegetativer Entmischung und von induzierter Periodizität einen höheren Scheckungswert zur Folge haben muß als bei der Sippenkreuzung, wo der Entmischungsvorgang allein die Buntblätterigkeit bewirkt.

Zur Topographie des Vegetationspunktes.

Wie seit den Erörterungen von Baur, Winkler usw. klarliegt, spricht die Entwicklungsgeschichte des Sprosses ein gewichtiges Wort

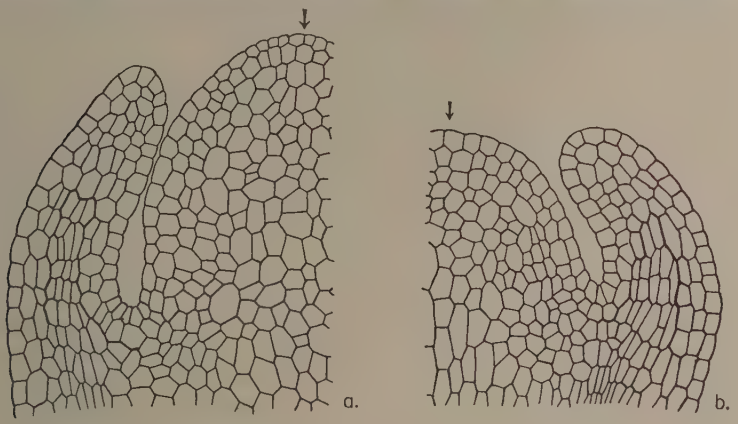

Fig. 12. Vegetationskegel. a. *H. acutum.* b. *H. montanum.*

für oder wider die Plastidentheorie. Das Auftreten von ausgeprägten Periklinalchimären ist danach nur möglich, wenn mindestens drei Zellschichten am Blattaufbau beteiligt sind. Es trifft sich günstig, daß gerade für *Hypericum* von W. Zimmermann (1928) eine eingehende Untersuchung der Blattentwicklung vorliegt. Aber da nur die eine Spezies *H. uralum* untersucht war, schien es ratsam, einige für unsere Kreuzungen verwendete Arten zu vergleichen. Eine Durchmusterung von mehr als 200 Vegetationskegeln von *H. acutum* und von *H. mon-*

tanum ergab keine Abweichungen von dem Verhalten des *H. uralum*. Danach ist die dritte Schicht am Aufbau des Blattes nicht wesentlich beteiligt, so wie es etwa bei *Oenothera* der Fall ist. Sie liefert Zellen nur zum unteren Teil der Mittelrippengegend (Fig. 12). Wenn also Periklinalchimären auftreten, dann dürfen sie nur im mittleren Teil des Blattgrundes das andersgeartete Kerngewebe aufweisen. Die eigenen und, soweit ersichtlich, auch die einschlägigen Noackschen Befunde stimmen mit diesen Forderungen völlig überein (s. auch Noack 1933, Fig. 4), so daß von dieser Seite die Plastidentheorie aufs beste gestützt erscheint.

Zusammenfassung der wesentlichen Ergebnisse.

Die Arten, mit denen erfolgreiche Kreuzungen hergestellt wurden, sind: *Hypericum acutum*, *montanum*, *perforatum*, *quadrangulum*, *polyphyllum*, *rumelianum*. Die beiden letzten Arten lieferten Bastarde nur als Väter. Von *H. hirsutum* als Mutter wurden nur früh stecken bleibende Samen mit wenigzelligen Embryonen erhalten. Kreuzungen mit *H. calycinum* hatten nie Erfolg.

Der Plastidenapparat ist bei den Artbastarden von *Hypericum* oft gestört, wohl infolge ungünstiger Kernkombination. Ist *H. acutum* Mutter, so sind die Bastarde oft blaß grün („*Acutum*-Bleichheit"), wobei der Grad der Bleichung von Individuum zu Individuum und von Glied zu Glied stark schwankt, bis zu völliger Farblosigkeit; da die reziproken Verbindungen die Bleichheit seltener zeigen, ist wohl eine cytoplasmatische Komponente beteiligt. Andere Bastarde (zwischen *acutum* und *montanum*, zwischen *montanum* und *quadrangulum*, die Kreuzungen von *quadrangulum* mit *polyphyllum*-♂ und mit *rumelianum*-♂) sind in wechselnden Verhältnissen grün-weiß-bunt, wobei die Spitzen der Laubblätter am leichtesten der Bleichung verfallen, im übrigen der Grad der Buntheit während der Entwicklung stark variieren kann; sogar die Keimblätter können schon farblos sein.

Grün-Weiß-Scheckung mit scharf abgegrenzten Arealen in sektorialer, selten periklinaler Verteilung ist bei *H. acutum* × *montanum* gewöhnlich, in Verbindung mit der Spitzenpanaschüre. Hier handelt es sich augenscheinlich um Plastidenentmischung, und zwar sind die Plastiden von *montanum* die ergrünungsfähigen, die von *acutum* bleiben blaß. Im reziproken Bastard sind farblose Sektoren mit väterlichen (*acutum*-)Plastiden selten. Ähnliche Scheckung wurde bei *H. quadrangulum* × *perforatum* beobachtet (dagegen nicht bei *acutum* × *perforatum* und *montanum* × *perforatum*). Die reziproke Kreuzung ist grün, aber

weil bei den Bastarden mit *H. perforatum* als Mutter der Verdacht auf Pseudogamie besteht, ist das Ergebnis nicht eindeutig.

Als spezifisch verschieden haben sich also die Plastiden von *H. acutum* und *H. montanum* erwiesen. Das Verhältnis von *H. quadrangulum* und *H. perforatum* ist unklar. Sonst haben die geprüften Arten keine Plastidenverschiedenheiten erkennen lassen.

Sporadisch auftretende Scheckung mit scharfer Trennung der Bezirke wird wohl durch Mutation verursacht sein.

Literatur.

Correns, C., Vererbungsversuche mit buntblättrigen Sippen. VI. VII. Sitz.ber. Pr. Akad. Wiss. **33,** 460 (1922). — Ders., Dasselbe. VIII—XI. Ebenda 1931, 203. — Ders., Über nichtmendelnde Vererbung. Z. f. Abst. u. Vererbungsl. Suppl. I, 131 (1928). — Ders., Über einige Fälle von Buntblätterigkeit. Ebenda **59,** 274 (1931). — Farenholtz, G., Über Rassen- und Artkreuzungen in der Gattung *Hypericum*. Festschrift für Schauinsland. Bremen 1927. — Krumbholtz, G., Untersuchungen über die Scheckung der *Oenotheren*bastarde, insbesondere über die Möglichkeit der Entstehung von Periklinalchimären. Jen. Ztschr. f. Naturw. **62,** 187 (1925). — Noack, K. L., Über eine bunte Form von *Borrago officinalis*. Z. f. Abst. u. Vererbungsl. **58,** 372 (1931). — Ders., Über *Hypericum*-Kreuzungen I. Die Panaschüre der Bastarde zwischen *Hypericum acutum* Moench und *Hypericum montanum* L. Z. f. Abst. u. Vererbungsl. **59,** 77 (1931). — Ders., Über *Hypericum*-Kreuzungen II. Rassen- und Artkreuzungen mit einem buntblättrigen *Hypericum acutum*. Ebenda **63,** 232 (1933). — Pringsheim, E. G. und Schwarz, W., Das Auftreten weißbunter (panaschierter) Pflanzen in der Natur. Flora **128** (Karsten-Festschrift), 111 (1933). — Renner, O., Eiplasma und Pollenschlauchplasma als Vererbungsträger bei den *Oenotheren*. Z. f. Abst. u. Vererbungsl. **27,** 235 (1922). — Ders., Die Scheckung der *Oenothera*-Bastarde. Biol. Zentralblatt **44,** 309 (1924). — Ders., Artbastarde bei Pflanzen. Handb. d. Vererbungswiss. II, A, Liefg. 7, Berlin 1929. — Ders., Die pflanzlichen Plastiden als selbständige Elemente der genetischen Konstitution. Ber. d. Sächs. Akad. d. Wiss. **86,** 241 (1934). — Schick und Stubbe, Die Gene von *Anthirrhinum maius* II. Z. f. Abst. u. Vererbungsl. **62,** 249 (1932). — Zimmermann, W. A., Histologische Studien am Vegetationspunkt von *Hypericum uralum*. Jahrb. f. wiss. Bot. **68,** 289 (1928).

Zusatz bei der Korrektur. Während der Drucklegung der vorliegenden Arbeit erschien eine neue Mitteilung von K. L. Noack: Über *Hypericum*-Kreuzungen IV. Zsch. f. Bot. **28,** 1 (1934). Hier sind u. a. die Bastarde von *H. quadrangulum* mit *H. acutum* und *H. montanum* beschrieben. Die Befunde stimmen im wesentlichen mit den unsrigen überein.

Über die Wechselbeziehungen der Knospen bei Bryophyllum crenatum.

Von **A. Uhrová.**

Mit 8 Abbildungen im Text.

Einleitung.

Der Hemmungseinfluß des Blattes auf seine Achselknospe hat sich als hormonale Erscheinung erwiesen (Uhrová, 1934), weshalb es sich lohnte, auch andere Beziehungen zwischen Blättern und Vegetationspunkten, denen die größte Bedeutung zugeschrieben wird (Schwarz, 1933), in ähnlicher Weise zu untersuchen. Die gleichmäßige Verteilung der Sproßanlagen am Blattrand macht *Bryophyllum* zum geeigneten Versuchsobjekt, das aber trotz der umfangreichen Literatur noch nicht befriedigend in experimentell-morphologischer Hinsicht geklärt erscheint. Dadurch, daß einzelne Forscher mit unvergleichbarem Versuchsmaterial arbeiteten, ergaben sich Widersprüche. Auch die vielen Untersuchungen Loebs (1915—1924) führten, da sie die botanische Literatur nicht berücksichtigten (Goebel, 1916), zu unrichtigen Deutungen. Das gilt besonders für die quantitativen Gesetze Loebs, die ohne Berücksichtigung der qualitativen Seite der Regeneration nicht zur näheren Aufklärung der Pflanzenentwicklung beitragen können (Bottazzi, 1927). Dostál (1926, 1930) hat für *Bryophyllum* und andere Pflanzen gezeigt, daß die Menge der Regenerate weitgehend von der Qualität der regenerierenden Teile abhängt, und dieser Tatsache ist ein Teil der vorliegenden Untersuchungen gewidmet[1]). Den Ausgangspunkt bilden Versuche an isolierten Blättern, deren Randknospen in ihrer Entwicklung eine Polarität verraten, die selbst Loeb entging, die aber aus der unvoreingenommenen Durchsicht seiner Tabellen hervorgeht.

Nach der Tab. 2 (Loeb, 1924, S. 13) haben die apikalen Teile der Blätter auf 1 g Blatttrockensubstanz insgesamt 288 mg, basale Teile 255, ganze Schwesterblätter 258 mg Trieb- und Wurzeltrockensubstanz hervorgebracht. Der Unterschied zwischen der Produktion apikaler und basaler Blatteile (33 mg) ist zwar etwas kleiner als derjenige, der sich bei der üblichen Kultur in Versuchen Dostáls (1930) zeigte, jedoch größer als z. B. der zwischen der Produktion der Blätter mit nur einer oder zwei Randknospen und der Blätter mit mehreren Knospen aus der Loebschen Tab. 4 (S. 16) hervorgehende (24 mg).

Um die Ursachen dieser Erscheinungen herauszufinden, mußte man auch den Einfluß der Achse berücksichtigen, besonders hinsichtlich der an ihr gebildeten Achselknospen, und zwar sowohl in bezug auf die verschiedenen Blattregionen als

1) Vorliegende Arbeit wurde im Botanischen Institut der Landwirtschaftlichen Hochschule in Brünn (Prof. Dr. R. Dostál) durchgeführt.

auch auf die einzelnen Bestandteile der Achse selbst. Gegenstand der Arbeit bildeten die Wechselbeziehungen zwischen den Randknospen, ihre Beeinflussung durch die Blatteile, den Blattstiel, die Achsenteile und die Achselknospen, die Abhängigkeit letzterer von den einzelnen Blatt- und Achsenteilen und von den Randknospen, sowie die Wechselbeziehungen zwischen den Achselknospen selbst. Das Ziel vorliegender Arbeit war, zur Lösung der in so vielen *Bryophyllum*-Arbeiten aufgeworfenen, aber bisher nicht beantworteten Frage, ob es sich hier um nutritive oder spezifische Einflüsse handelt, beizutragen.

Material und Methodik.

Zu den Versuchen werden im Winter 1934 blühende *Bryophyllum crenatum*-Triebe, die aus vorjährigen Pflanzen nach Beschneiden in reichlicher Menge hervorwuchsen, verwendet. Diese zerlegte man in einknotige Sproßstücke, die, wenn nicht anders angegeben, mit dem längeren unteren Internodiumabschnitt in feuchten Sand eingepflanzt wurden. Isolierte Blätter wurden einfach auf feuchten Sand gelegt. Die Versuche nahm man in niedrigen, mit Glasscheiben zugedeckten Holzkästen sowie in Glasschalen vor, auf deren Boden sich eine Sandschicht von etwa 2—3 cm Dicke befand. Die Temperatur des Glashauses bewegte sich zwischen 18—26°, die relative Feuchtigkeit betrug 80—95%. Ein Teil der Versuche fand unter sonst gleichen Bedingungen in der Dunkelkammer bei 22° statt. Operationen sowie Messungen wurden unter der Binokularlupe ausgeführt, diese mit Zeiss'scher Meßlupe. Die Trockengewichtsbestimmungen wurden im Heraeus-Trockenschrank bis schließlich bei 110° durchgeführt und die Produktion der Triebe und Wurzeln in mg für 1 g der sie hervorbringenden Blätter berechnet. Die äußeren Bedingungen veränderte man nicht viel, da es sich hier hauptsächlich um Lösung der Korrelationen handelte. Bei allen Versuchen wurden Vergleiche angestellt, bei äußerster Vereinfachung der Versuchsobjekte, entweder an den Blättern desselben Knotens oder an beiden Hälften des Blattes. Die Reihenfolge der Blätter an dem Muttersproß und die damit verbundenen regionalen Unterschiede beim Aussetzen berücksichtigte man dabei. Zur Beurteilung der Versuchsergebnisse bemerken wir, daß es sich immer um ausgewachsene Blätter mit starker Neigung zur Bildung der Randknospen, die schließlich in späteren Versuchsmonaten auch an unberührten Pflanzen hervorsprossen, handelte.

Beschreibung und Ergebnisse der Versuche.

I. Die Wechselbeziehungen zwischen den Randknospen an abgetrennten Blättern.

Wir gehen von dem quantitativen Unterschied zwischen den Randknospen, die an apikaler und basaler Hälfte der abgetrennten Blattspreiten gebildet werden, aus. Die Produktion der apikalen Teile war in einem Versuche vom 4.—28. Febr. 130,7 mg, die der basalen 64 mg. Die apikalen Hälften bildeten 2,4mal soviel Trockensubstanz als die basalen. Wurden beide Blatthälften bereits am Anfang des Versuches voneinander getrennt, zeigten die apikalen Hälften eine Produktion von 172,1 mg, die basalen von 122,7, also nur 1,4mal mehr. Die Gesamtproduktion ganzer Blattspreiten war 97 mg, diejenige der gleich

am Versuchsanfang quer geteilten 144,8 mg. Aus ihrer Ungleichheit geht hervor, daß in den einzelnen Blatteilen gewisse Produktionsunterschiede auch nach ihrer Abtrennung noch vorhanden sind, an ganzen Blättern aber durch die Wechselbeziehungen zwischen den Randknospen noch gesteigert werden.

Die Aufgabe war, diese Produktionsunterschiede durch Untersuchung der Wechselbeziehungen zwischen den Knospen unter dem Einfluß der einzelnen Blattpartien zu erklären. Sinkt der Wassergehalt in der apikalen Blattregion nicht so tief, daß dieser verwelkt oder vergilbt, ist immer die Knospenentwicklung an der Spitze des Blattes bedeutend größer als an der Basis. Unter günstigen Versuchsbedingungen ist dies auch dann der Fall, wenn mittlere Teile der Blätter durch einen dem Blattrand gleichlaufenden Einschnitt bis auf einen etwa 2—3 mm breiten Randteil, der die Randknospen verbindet, entfernt werden. Es besteht darnach eine Polarität in der Randknospenentwicklung bei *Bryophyllum* mit dem Übergewicht am apikalen Teil, was hinsichtlich des Spreitenwachstums und des üblichen Regenerationsortes an anderen Blättern befremdend erscheint.

Entfernt man die Knospenanlagen eines der beiden gegenüberliegenden Blätter an der oberen und des anderen an der unteren Hälfte des Blattrandes, sind die einander entsprechenden mittleren Knospen an apikal entknospten Blättern größer als die an basal entknospten. Obere Randknospen hemmen das Wachstum der unteren, und deswegen wird in der basalen Blattregion die Produktion stark herabgesetzt. Auch am selben Blatt kann man sich davon überzeugen durch Entfernung aller Knospen einer Seite mit Ausnahme einer mittleren oder basalen. Diese wächst immer stärker als die gegenüberliegende Knospe, oberhalb der andere Randknospen heranwachsen. Die Polarität in der Randknospenentwicklung läßt sich unterdrücken dadurch, daß am ganzen Blatt nur schmale Bänder von den Randknospen zu dem Mittelnerv belassen werden, hingegen das andere Blattgewebe entfernt, oder wenn eine Hälfte der Spreite tief zwischen den Seitennerven eingeschnitten wird. Im ersten Falle dienten zur Kontrolle Schwesterblätter mit ausgeschnittenem, etwa gleich großem, aber mittlerem Spreitenteil, im zweiten Falle wurde die gegenüberliegende Blatthälfte ellipsenförmig ausgeschnitten. Während an diesen in der Mitte ausgeschnittenen Blattspreiten apikale Randknospen deutlich überwogen, war an den zwischen den Randknospen ausgeschnittenen Spreitenteilen ihre Entwicklung kleiner, ohne ein Übergewicht an der Spitze des Blattes zu zeigen. In einem Versuche vom 28. Febr. bis 16. März maßen hier

die apikalen Knospen 4 mm, die mittleren 5, die basalen 4 mm. Wurden nur Randknospen mit kleiner Blattfläche isoliert, zeigten sich keine bestimmten Entwicklungsunterschiede. Unter den gegebenen Versuchsbedingungen gingen die Randknospen bei einer Größe der Blattstücke von 1—1,5 mm^2 samt dem sie umgebenden Blattgewebe ein. Blattflächen von 2—3 mm^2 Größe ließen ein gleichmäßiges Wachstum der Randknospen und ihrer Wurzeln zu, obwohl sie immer kleiner waren als an ganzen Spreiten. Schon feine Einschnitte, die parallel mit dem Blattrand etwa 1—1,5 mm unterhalb der Knospenanlage angebracht wurden, hemmten ihr Wachstum im Vergleiche mit den benachbarten oder gegenüberliegenden Randknospen ohne Einschnitte (Fig. 1).

Fig. 1. Abgetrenntes Blatt von *Bryophyllum crenatum* mit kurzen Einschnitten der linken Seite, hier Wachstumshemmung der Knospen zeigend.

Senkrechte Einschnitte auf dem Blattrand blieben wirkungslos, woraus zu schließen ist, daß Verwundung auf die Randknospen keinen Einfluß hat. Wurden jedoch unterhalb der Randknospen einseitig feine Nadelstiche gemacht, sank dadurch die Produktion auf dieser Seite auf 43,5 mg, während auf der unberührt belassenen Seite die Produktion 103,4 mg betrug.

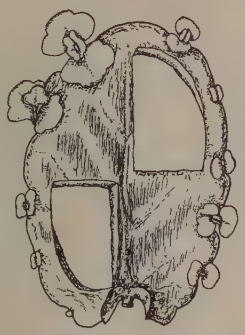

Fig. 2. Isoliertes Blatt, herabgesetztes Wachstum der Randknospen in der Nähe der beiden Ausschnitte des Innenteils zeigend.

In einem Versuche, bei dem aus dem Blatte zwei Quadranten, einer in der oberen, der andere in der unteren Blatthälfte, aber an verschiedenen Seiten so ausgeschnitten wurden, daß nur der Randteil unberührt blieb, waren die Knospen bereits nach einer Woche bei dem vollen Quadranten größer, im Gegensatz zu dem des ausgeschnittenen (Fig. 2). In einem Falle z. B. maßen die Knospen bei einem vollen basalen Quadranten 1,5; 2,5 mm, bei einem vollen apikalen 2,5; 3,5; 2,5; 0,5, bei einem ausgeschnittenen basalen 0,4; 0,3, bei einem ausgeschnittenen apikalen 2; 0,5; 2,2. Schneidet man den inneren Teil der Blattspreite entweder in der oberen oder in der unteren Hälfte des Blattes aus, wachsen im ersten Falle die Knospen am Übergang zwischen der apikalen ausgeschnittenen und der basalen vollen Partie am stärksten. Über dem apikalen ausgeschnittenen Teil sind die Knospen nur an der

Spitze selbst etwas vergrößert, während beim basalen Ausschnitt keine Knospenentwicklung am Basalrand stattfindet und sich nur auf die apikale Hälfte des Blattes beschränkt. Die obersten Knospen werden sowohl im Licht als auch im Dunkeln am stärksten ausgebildet. In einem Versuche wurde ein ganzer Quadrant der Blattspreite auf einer Seite in der oberen Hälfte und auf der anderen in der unteren durch einen Längs- und Quereinschnitt bis auf den Mittelnerv und auf dem belassenen Quadranten alle Marginalknospen bis auf zwei sich entsprechende mittlere Anlagen entfernt. Von diesen beiden Anlagen wuchs diejenige stärker, die am oberen Pol des basalen Randes stand. Neben der Polarität wirkte in diesen Versuchen wahrscheinlich auch die Verbindung mit den Gefäßbündeln mit, die durch das Abschneiden des unteren Quadranten unterbrochen wurde.

Die Unterschiede in der relativen Produktion der basalen und apikalen Blatthälfte können auch auf der verschiedenen histologischen Struktur beruhen. Durch das Übergewicht der Leitbündel in der basalen Partie des Blattes wird in dieser die Produktion herabgesetzt, etwa so, wie in anderen Versuchen durch den Blattstiel oder das mit dem Blatt in Verbindung gelassene Achsenstück. In einem Versuch vom 31. Dez. bis 1. März produzierten isolierte Blätter ohne Blattstiele 202,2 mg, mit Blattstielen 181,5; Blätter mit Achsenstück verbunden 34,2 mg Rand- und 134,2 mg Achselknospen, zusammen 168,4 mg. Die Bedeutung des Mittelnerves geht aus einem Versuche vom 4. bis 28. Febr. hervor, in dem die apikalen Blatthälften, die seitliche Quereinschnitte fast bis zu dem Mittelnerv erhielten, eine Produktion von 79,2 mg, die basalen Blatthälften von 29,7 mg zeigten. Die Schwesterblätter, bei denen unterhalb beider seitlichen Einschnitte noch ein den Mittelnerv unterbrechender Quereinschnitt geführt wurde, zeigten eine Produktion der Apikalhälften von 72,6 mg, der basalen von 51,3. Die Gesamtproduktion des Blattes wurde durch die Unterbrechung des Mittelnervs von 51,5 mg auf 61,4 mg erhöht und das Verhältnis zwischen apikaler und basaler Produktion, das bei unberührtem Mittelnerv 2,66 : 1 betrug, auf 1,42 : 1 erniedrigt. Nur auf den Blattrand beschränkte Quereinschnitte bewirkten eine Produktion der apikalen Blatthälften von 111,1 mg, der basalen von 35,3, während ein breiter Quereinschnitt, der nur die Randteile verbunden ließ, die Produktion der apikalen Teile auf 108,3 mg herabsetzte und gleichzeitig die der basalen auf 44,4 erhöhte. Die Gesamtproduktion war in diesem Falle 70 mg, in jenem 61,5 (Versuchsdauer vom 4. bis 28. Febr.).

Bereits ein Längsschnitt durch den Mittelnerv, so geführt, daß beide Spreitenhälften miteinander nur an der Spitze zusammenhingen,

erhöhte in einem Versuch vom 28. Febr. bis 19. März die Produktion auf 97,6 mg gegenüber der der intakten Blätter von 85,1. Ebenso war die Produktion der Knospen durch völliges Ausschneiden des Mittelnervs deutlich gesteigert. Im Gegensatz dazu zeigten die Apikalhälften oft nach dem Ausschneiden des Mittelnervs eine gewisse Abnahme in der Knospenentwicklung. Auf dem kleineren Teile des Blattes, der von dem größeren, den Mittelnerv enthaltenden durch einen Längsschnitt abgetrennt wurde, war die Produktion kleiner, nämlich 85,2 mg gegenüber 102,6 auf dem Teil mit dem Mittelnerv. Dies galt auch für den Fall, wenn der kleinere Teil mit dem größeren an beiden Enden des Längsschnittes durch einen schmalen Rand zusammenhing. Ein längs des Hauptnervs von unten geführter Einschnitt hatte die Produktion auf dieser Seite im Gegensatz zu dem gegenüberliegenden Teil mit dem Mittelnerv herabgesetzt (40,5 zu 49,2 mg). Auch wenn die Randknospen auf der Seite des Einschnittes zur Zeit der Operation stärker vergrößert waren, wie in einem Versuch vom 14. Febr. bis 16. März, erzeugten die Teile ohne Mittelnerv weniger, nämlich 53,4 mg, gegenüber 73,6. Ähnlich zeigte sich auch nach Unterbrechung stärkerer Seitennerven auf einer Seite des Mittelnervs eine Produktion von 152 mg, auf der intakten Seite von 204. Der Einfluß der Seitennerven wurde mit dem des dazwischenliegenden Gewebes verglichen, und zwar so, daß eine Seite des Blattes der stärkeren Nerven, die andere beinahe gleichgroßer Bänder von etwa 2 mm Breite zwischen den Seitennerven beraubt wurde. In einem Versuche waren die Randknospen auf beiden Seiten nach 19 Tagen fast gleich groß, in einem anderen hingegen oberhalb der belassenen Seitennerven größer, z. B. 4:2; 4,5:4; 4:3. Wurden nun auf einer Seite des Blattes die Seitennerven bis auf einen schmalen Randteil ausgeschnitten, zeigte sich zunächst kein Knospenunterschied, aber bereits nach 2 Monaten maßen die an der intakten Seite von 3—4 Blattpaaren gebildeten Triebe 14—18 mm, während die ebenfalls ganz frischen, 1—2 Blattpaare tragenden Triebe der operierten Blatthälfte nur 3—4 mm lang waren. Diese Unterschiede im Knospenwachstum können je nach der Versuchsdauer verschieden sein. Z. B. zeigten Blätter mit einem inneren Ausschnitt auf einer Seite bis zu 21 Tagen auf dieser Hälfte kleinere Knospen als auf der unberührten Seite, später jedoch das umgekehrte Wachstumsverhältnis.

Einschnitte, auf der einen Seite des Mittelnervs von der Basis, auf der anderen von der Spitze der Blattspreite geführt, riefen in etwa 2 Wochen ein größeres Wachstum der Knospen auf der von unten eingeschnittenen Seite hervor. Nach 3 Wochen verfärbte sich letztere aber

rötlich, verwelkte und ihre Knospen wuchsen schwächer als die der noch frisch grün gebliebenen Seite mit dem Einschnitt von oben. Es schien, daß in diesem Falle Unterschiede im Wassergehalt maßgebend waren. Ähnlich operierte, jedoch im Dunkeln gehaltene Blätter blieben hingegen hellgrün und zeigten eine gleichmäßige Randknospenentwicklung. Nur von den beiden apikalsten Randknospen wuchs die auf der von unten eingeschnittenen Seite stehende stärker heran. Die Produktion der Hälften mit Einschnitt von unten war in einem Versuch vom 16. Febr. bis 16. März 237,5 mg, die der Hälften mit Einschnitt von oben 214,9, woraus hervorgeht, daß eine Verbindung mit dem Blattstielstumpf das Wachstum der Randknospen beeinträchtigt. Wurde eines der Schwesterblätter beiderseitig parallel mit dem Rand von oben, das andere von unten eingeschnitten, betrug die Produktion an den apikalen Teilen in einem Versuch vom 27. Jan. bis 1. März im ersten Falle 219,3 mg, an den basalen 83 (auf ganze Blätter bezogen 144,5), im zweiten Falle 125,6, bzw. 62,1 (94,4).

Fig. 3. Isolierte Schwesterblätter, mit ungleich gerichteten hufeisenförmigen Einschnitten, die umgekehrte Polarität zeigend.

Hufeisenförmige Einschnitte, durch die der Mittelnerv nahe der Blattbasis unterbrochen wurde, zeigten eine Produktion der apikalen Teile von 245,7 mg, der basalen von 128,6 (auf ganze Blätter bezogen 189,7). Ähnliche Einschnitte, die jedoch den Mittelnerv unterhalb der Spitze der Blattspreiten durchtrennten, führten zu folgenden Produktionswerten: 231,1, 254 (242). Im letzten Falle waren die Randknospen entgegen der normalen Polarität in der basalen Region des Blattes sogar stärker entwickelt als in der oberen (Abb. 3).

Wie die Blattspreiten selbst von den Randknospen beeinflußt werden, ergibt sich aus einem Versuch vom 21. Febr. bis 20. März mit an einer Seite der Blätter entfernten Knospenanlagen. Das Blattrockengewicht war auf der Seite der belassenen Randknospen größer, nämlich 6,31 %, bei einer Produktion der Knospen von 89,8 mg, während die entknospten Blatthälften ein Trockengewicht von 5,8 % aufwiesen. Kamen an der ursprünglich entknospten Seite vereinzelte Randanlagen zur

Entwicklung, war das Trockengewicht der intakten Blatthälften 6,84%, der teilweise entknospten 6,68%. Dabei war die Produktion der intakten Blatthälften 77,1 mg, die der ursprünglich entknospten 17,6. Demnach wurde das prozentuelle Trockengewicht der Blätter durch die Randknospen lokal erhöht.

II. Die Wechselbeziehungen der Randknospen an mit Achsenstücken verbundenen Blättern.

Durch nachstehende Operationen wurde der Einfluß der Achse und der in ihr heranwachsenden Achselknospen auf die Entwicklung der Randanlagen untersucht. Diese werden zunächst im Wachstum stark gehemmt, trieben aber bei dieser *Bryophyllum*-Art nach dem Abblühen auch an der intakten Pflanze (Ossenbeck, 1927).

Einschnitte, an einem Blatt längs des Mittelnervs von oben, an dem anderen von unten geführt, zeigten bei ziemlich gleichmäßiger Entwicklung der Achseltriebe der isolierten Sproßstücke, daß die Randknospen in 10 Fällen auf dem von unten eingeschnittenen Blatt größer und zahlreicher, in 3 Fällen kleiner und in 3 Fällen gleich groß denen des von oben eingeschnittenen Blattes waren. 3 Fälle zeigten keine vergrößerten Randanlagen. Diese vorhin angeführten Unterschiede verstärkten sich später, da die Randknospen in dem unteren Drittel des von oben eingeschnittenen Blattes durch die unmittelbare Verbindung mit der Achse völlig unterdrückt waren. Noch deutlicher war dies, wenn die bogenförmigen Einschnitte auf beiden Seiten des Mittelnervs einerseits oben, anderseits unten (Fig. 4) durch einen senkrecht zum Blattrand gerichteten Einschnitt unterbrochen wurden. 2—3 Basalkerben bei dem oben unterbrochenen Einschnitt zeigten keine Randknospen, hingegen war auf dieser Seite in der Mitte die Randknospenentwicklung am größten. Die basal unterbrochenen Randteile hatten dagegen die untersten Knospen am größten. Diese Randknospenentwicklung ergab vom 3.—27. Jan. nachstehende Längenwerte, die sich

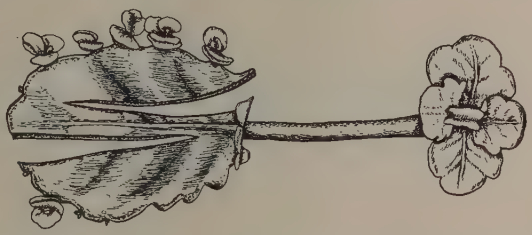

Fig. 4. Blatt mit Achsenstück, an den teilweise abgetrennten Spreitenlappen die Abhängigkeit der Randknospenentwicklung von der Achse und der Achselknospe zeigend.

auf die einzelnen Knospen bezogen, wie sie von der Basis zur Spitze beiderseits aufeinander folgten.

a) 1,8; 1; 1,2; 0,5; 2; 1,5; 2,8 0,2; 0,5; 1,7; 2; 1,5; 2,5
b) 3; 3,2; 2; 2,8; 1,7; 4 3,5; 2,5; 2,5; 2,5; 2,8; 2,5; 1,5.

Außer dem Hemmungseinfluß der Achse wirkten hier auch die Wechselbeziehungen zwischen den einzelnen Randknospen mit, sowie auch eine beschränkte Wasserzufuhr in die Spitzenteile der Randlappen. Die Achselknospen zeigten noch nach 24 Tagen auf den der basalen und mittleren Sproßregion entnommenen Stücken kein stärkeres Wachstum, auf den oberen wuchsen sie ohne Rücksicht auf die Operation der Blätter gleichmäßig heran.

An isolierten Sproßstücken wurde ein Blatt auf beiden Seiten von der Basis der Länge nach eingeschnitten, in das andere ein hufeisenförmiger Einschnitt gemacht, durch den der Mittelnerv etwa im ersten Viertel oberhalb der Basis unterbrochen wurde (Fig. 5). An der Spitze

Fig. 5. Isoliertes Sproßstück, links die Wachstumshemmung der basalen Randknospen, rechts die der apikalen darstellend. Übergewicht des Achseltriebes auf der Seite mit durchschnittenem Mittelnerv.

des Blattes, die in einem Fall mit der Achse unmittelbar verbunden war, wurde das Wachstum der Randknospen so stark gehemmt, daß sich die größten seitlich der Enden beider Einschnitte bildeten. Im Gegensatz dazu waren die Randknospen an der Spitze des anderen Blattes, gegenüber der Öffnung des hufeisenförmigen Einschnittes, am stärksten entwickelt, hingegen aber die seitlichen und besonders die basalen stark gehemmt. Durch die Verbindung oder die Unterbrechung des Mittelnervs wurde die Polarität verstärkt bzw. abgeschwächt. Die Wirkung der Achsenstücke wurde durch die der Achselknospen noch gesteigert, die in 5 von 7 Fällen auf der Seite des Blattes mit oberhalb der Basis unterbrochenem Mittelnerv überwogen. Die Randknospen verhielten sich aber gleich auch dann, wenn in einem anderen Versuch die Achselknospen in 10 von 11 Fällen auf der Seite mit unberührtem Mittelnerv stärker entwickelt waren. An isolierten Blättern wuchsen

alle Randknospen außer den basalsten heran, an den mit der Achse verbundenen Blättern dagegen nur an der Spitze, wenn der hufeisenförmige Einschnitt in beiden Fällen den Mittelnerv an der Basis unterbrach. Die apikalen Hälften isolierter Blätter produzierten in einem Versuch vom 27. Jan. bis 2. März 150 mg, die basalen 216, so daß die Polarität der Randknospenentwicklung unterdrückt wurde; die beiden Blatthälften mit dem Achsenstück ergaben 121,3 mg bzw. 28,3, also die basale Region bedeutend weniger. Auch wenn die Produktion der Achselknospen von 39,2 mg mitberechnet wurde, war das Gesamtergebnis der Blätter mit dem Achsenstück niedriger, d. h. 108,4 mg, als das der isolierten Blätter 168,6. Die Achse bzw. an isolierten Blättern der Blattstiel und der Mittelnerv der Spreite sind für die Polarität der Randknospen von großer Bedeutung.

Die Achse verminderte hingegen den Polaritätsunterschied zwischen den Randknospen durch eine auffällige Abnahme der Produktion am apikalen Teil der Blätter fast auf die Hälfte in folgendem Versuche. Isolierte Blätter mit zwei von unten geführten Einschnitten ergaben in der oberen Hälfte in einem Versuch vom 27. Jan. bis 2. März 210,7 mg, in der unteren 66,6 mg, die mit der Achse verbundenen Schwesterblätter 129,6 bzw. 62 mg. Die Gesamtproduktion des Blattes, mit einer solchen der Axillare an dem Achsenstück von 55,3 mg, betrug 150, die der isolierten Blätter 129,6 mg. Auch äußerlich war dieses Verhältnis sichtbar, denn die Gipfelknospen an den Blättern mit der Achse waren bedeutend kleiner als die Seitenknospen, hingegen an den isolierten Blättern erstere größer. Die Achselknospen wuchsen in diesem Falle auch in der Achsel des belassenen Blattes, oft sogar stärker als in der des entfernten. Bei zwei von unten auf einem der beiden Blätter geführten Längseinschnitten betrug die Gesamtproduktion der Achsel- und Randknospen 54,6 mg, bei zwei von oben geführten Einschnitten 34,8. Dabei waren die beiden Achselknospen beinahe gleich, während auf die Randknospen im ersten Falle 38,6 mg, im zweiten 18,8 entfielen, was die Hemmungswirkung der Achse, die durch von unten geführte Einschnitte herabgesetzt wurde, beweist (Vers. v. 5. Febr. bis 2. März). Hufeisenförmige Einschnitte, die der Basis zu geöffnet waren, verhinderten in 9 von 11 Fällen das Wachstum der Achselknospen im Gegensatze zu ähnlichen Einschnitten, die zur Spitze geöffnet, den Mittelnerv oberhalb der Basis durchtrennten. Die Unterbrechung des Mittelnervs dicht an der Basis eines der beiden belassenen Blätter führte in 70 Fällen zu stärkerem, in 10 zu schwächerem Wachstum in der Achsel des eingeschnittenen Blattes, auf dem auch, bis auf 2 Fälle,

die Randknospen nach 26 Tagen stärker herangewachsen waren. Die apikalen Hälften der unberührten Blätter produzierten 27,6 mg, die basalen 5,2, die apikalen der Blätter mit unterbrochenem Mittelnerv 120,7, die basalen 38,3 mg. Die Achselknospenproduktion war im ersten Fall 61,7, im zweiten 59,8 mg. Die Gesamterzeugung der intakten Blätter war 46,6, die der eingeschnittenen 102,1 mg. Das Verhältnis der Randknospenproduktion von den apikalen zu den basalen Hälften der eingeschnittenen Blätter war 3,14:1, der intakten Blätter aber 5,36:1. Isolierte Blattpaare hatten ein unberührtes Blatt, während auf dem anderen der Randteil durch einen mit dem Rand gleichlaufenden Einschnitt von der mittleren Partie so abgetrennt wurde, daß nur die Basis erhalten blieb. Die Entwicklung der Randknospen wurde dadurch am intakten Blatt gefördert, die der Achselknospen gehemmt. Demnach ist in diesem Falle für das Wachstum der Randknospen die Unterbrechung der Wechselbeziehungen zwischen ihnen und den Achselknospen belanglos.

III. Der Einfluß der Achse auf die Randknospen.

Anschließend an die vorhergehenden Versuche wäre noch der Einfluß der Achsel- auf die Randknospen zu verfolgen, so wie auch die Bedeutung der einzelnen Achsengewebe für die Entwicklung der Randknospen. Die Einwirkung der Achselknospen lies sich an isolierten Sproßstücken mit bereits an der unberührten Pflanze herangewachsenen Achseltrieben beobachten. Wurde einer davon, der größere oder der kleinere, entfernt, wuchs der andere belassene stark heran. Die Randknospen entwickelten sich besser an demjenigen Blatt, dessen Achselknospe entfernt wurde. Daraus, daß der Unterschied zwischen den Randknospen der beiden Blätter am kleinsten war, wenn am Anfang des Versuches der größere der beiden Achseltriebe beseitigt wurde, schließt man, daß das Wachstum der Rand- und Achselknospen an intakter Pflanze bis zu einem gewissen Grade antagonistisch ist. In einem Versuche mit demselben Material wurde ein Achseltrieb entfernt und gleichzeitig beide Spreiten, bis auf den Basalteil mit winzigen Randknospen, abgetrennt. Infolge der Belassung des Achseltriebes vergilbte sein Stützblatt und fiel ab. An den gegenüberliegenden Blättern vergrößerten sich die Knospen nicht, bis auf 2 apikale Sproßstücke. Besonders im Dunkeln wurden die Randknospen durch die Achse und die heranwachsenden Achselknospen stark gehemmt.

Die zweite Frage nach der Bedeutung der Achse selbst löste man durch einige Operationen, bei denen die Achsenstücke verkürzt oder

der einzelnen Gewebe beraubt wurden. Besonders leicht gelang die Abschälung der peripheren Gewebe, einfach auch Rinde genannt, im Kambium vom Holzzylinder mit dem Mark. An apikalen Sproßstücken beeinträchtigte dies wieder andere Operationen, da dadurch Sproßstücke beschädigt werden können. Alle Veränderungen an der Achse beeinflussen sowohl die Achsel- als auch die Randknospen und haben bestimmte Wachstumsverhältnisse der beiden letzteren zur Folge. Zum Vergleich der Randknospenentwicklung wurde dabei oft ein Blatt isoliert, so daß am Sproßstücke außerdem auch die Wechselbeziehung zwischen den beiden Achselknospen geprüft werden konnte. Allerdings ist bei der Erklärung der Versuchsergebnisse eine gewisse Vorsicht nötig, da unter vorliegenden Kulturbedingungen die Pflanze die Abtrennung ihrer Gewebe nur schwer verträgt (vgl. auch Ossenbeck, 1927). Die Veränderungen, die sich an absterbenden Teilen zeigen, lassen kaum auf die Bedeutung der Gewebe für die Wachstumsverhältnisse an gesunden Sproßstücken schließen. Daraus folgt, daß die Beseitigung sowohl des Holzzylinders mit dem Mark als auch der Rinde, im Lichte sowie auch im Dunkeln, zu starkem Wachstum der Randknospen führt, während dieses an intakter Pflanze gehemmt wird. Umgekehrt ist das Verhalten der Achselkospen, die sich nach vorheriger Entfernung der Rinde oder des Holzes nur schwach entwickeln. Da sie an ihrer Basis Wurzeln treiben, sehen sie dann besonders den basalen, auch im Wachstum gehemmten Randknospen ähnlich.

a) Der Einfluß der Entfernung des Holzzylinders.

An Sproßstücken mit nur einem Blatt, die des Holzzylinders durch einen Längsschnitt beraubt wurden, so dass nur die Rinde auf der gegenüberliegenden Seite zusammenhing, wuchs in 7 von 9 Fällen die Achselknospe des belassenen Blattes stärker. Die Randknospen vergrößerten sich besonders dort, wo Achselknospen nicht heranwuchsen. Das Übergewicht der Randknospen beweist, daß die Rinde allein nicht hinreicht, das sonst übliche Übergewicht der Achselknospen zu erhalten. Bemerkenswert ist jedoch, daß die Rinde auch dann im Verlauf einer Woche abstarb, wenn sie um den Holzzylinder wieder fest angebracht wurde. Ein gewisser Teil der Rinde, bis zu 8 mm Länge, blieb nur dann erhalten, wenn sie durch Kallus mit dem Holz verwuchs. Isolierte, eines Blattes beraubte Sproßstücke, deren Achse mit 2, entweder dem belassenen oder dem entfernten Blatte genäherten Längseinschnitten versehen war, zeigten eine stärkere Entwicklung der Randknospen an dem den Einschnitten näheren belassenen Blatt. Eine größere Rindenmenge in Verbindung mit dem Blatt setzte die Entwicklung seiner Randknospen herab

b) Vergleich der Wirkung der Holz- oder Rindenentfernung.

An aufeinanderfolgenden isolierten Sproßstücken wurde einseitig abwechselnd die Rinde bzw. das Holz des unteren Internodiums entfernt, während die andere Seite unberührt blieb. Von 7 Fällen waren die Achselknospen in 3 auf der Seite ohne Rinde größer, in 1 kleiner und in 3 waren sie noch nach 30 Tagen nicht meßbar. Von 6 Sproßstücken hatten 3 die Achselknospen auf der Seite des entfernten Holzes größer, 2 kleiner als auf der intakten Seite und 1 nicht vergrößert. Bei 2 anderen Pflanzen waren nach 3 Wochen die Achselknospen auf der holzlosen Seite in 11 von 14 Fällen größer. Nach diesem Ergebnis förderte die Rinde das Wachstum der Achselknospen, aber auch die Randknospen waren an den Blättern der operierten Seite größer oder wenigstens sichtbarer entwickelt.

Auch an Sproßstücken mit der Länge nach gespaltenem, unterem Internodium, an dem die eine Hälfte des Holzes, die andere der Rinde beraubt wurde, zeigte sich in 4 von 6 Fällen, daß das Holz das Wachstum der Achselknospen hemmte, die Rinde jedoch förderte. Besonders an 2 apikalen Sproßstücken, die in einem anderen Versuch allein diese Operation ausgehalten hatten, steigerte die Rinde deutlich das Wachstum der Achselknospen. Diese erreichten auf der Seite des Holzes in 3 Wochen eine Länge von 3 bzw. 3,5 mm, auf der Seite der Rinde von 6 bzw. 5,5 mm.

c) Der Einfluß der Einschnitte in die Achse.

Ein Quereinschnitt in die Achse unterhalb eines der beiden belassenen Blätter führte mit einer Ausnahme, wo sich die Wunde mit Kallus geschlossen hatte, zu einem stärkeren Wachstum der Achselknospe auf dieser Seite, aber auch die Randknospen trieben hier stärker. Es zeigte sich demnach bei dieser Versuchsanordnung kein Antagonismus zwischen Achsel- und Randknospenentwicklung.

Ein Ausschnitt der Rinde rings um die Ansatzstelle eines der beiden Blätter führte in 2 von 6 Fällen zu einem schwächeren Wachstum der Achselknospe auf der Seite des Einschnittes, beim apikalsten Sproßstück war das umgekehrt. In 2 Fällen zeigte sich nach 3 Wochen noch kein Wachstum. Blätter, deren Randknospen bei dieser Operation entfernt wurden, verhielten sich umgekehrt zu den intakten, indem in ihren Achseln auf der Seite des Einschnittes, mit Ausnahme des apikalsten Sproßstückes, größere Triebe waren. Ohne Randknospen war das Wachstum der Achseltriebe stärker, mit belassenen schwächer.

d) Der Einfluß der Länge der Achsenstücke.

Das untere Internodium wurde abwechselnd bei einigen Sproßstücken bis auf 1 cm unter den Knoten verkürzt, an anderen die Rinde in derselben Entfernung abgeschält. Im 2. Falle zeigte sich ein starkes Wachstum der Randknospen an den Blättern und der Wurzeln an der restlichen Rinde. Der Ausschnitt des Holzes und des Markes in derselben Entfernung vom Knoten verursachte ein baldiges Absterben der entblößten Rinde bis zur Grenze des belassenen Holzes, wo aus ihr Wurzeln hervorkamen. Die Entfernung des Holzes vertrugen die Sproßstücke noch weniger als die der Rinde. Die Entwicklung der Achselknospen wurde dabei durch den korrelativen Einfluß der Randknospen gehemmt, denn man konnte sie durch das Abschneiden letzterer anregen.

Sproßstücke entweder mit langen oder mit stark verkürzten unteren Internodien, an denen immer ein Blatt entrandet wurde, zeigten in 5 von 7 Fällen, ohne Rücksicht auf die Internodienlänge, ein stärkeres Wachstum der Achselknospe des entrandeten Blattes. Die Unterschiede zwischen den beiden Achselknospen waren an Sproßstücken ohne Internodien auffallend groß. Da sich dieses Verhältnis auch an der Länge nach halbierten Sproßstücken zeigte, hing es viel mehr von der Wechselbeziehung zwischen den Rand- und Achselknospen als von derjenigen zwischen den Achselknospen selbst ab. Wechselten Sproßstücke mit langem oberem und kurzem unterem Internodium mit Sproßstücken, deren beide Internodien stark verkürzt wurden, ab, zeigte sich nach 12 Tagen ein stärkeres Wachstum der Achselknospen an den Sproßstücken mit verkürzten Internodien. Nur an apikalen wuchsen die Achselknospen auch bei langem oberen Internodium. Sproßstücke mit ganz verkürzten Internodien produzierten 135,4 mg Randknospen, 14,5 mg Achselknospen; Sproßstücke mit langem oberen Indernodium 21 mg Randknospen, 75,6 mg Achselknospen, bei einem Gesamttrockengewicht der Internodien von im ersten Falle 0,24 g, im zweiten 0,51 g (Vers. v. 16. Febr. — 16. März).

IV. Der Einfluß der Rand- auf die Achselknospen.

Nach den vorhin angeführten Versuchen werden hier andere besprochen, in denen der Einfluß der Rand- auf die Achselknospen beschrieben wird. Die Achse der Sproßstücke mit einem unberührten und einem entrandeten Blatt wurde abwechselnd intakt belassen oder median geteilt. Bei letzteren Sproßstücken wuchs der Achseltrieb in der Achsel des entrandeten Blattes in 4 von 6 Fällen stärker, während er an nicht geteilten Sproßstücken in 4 Fällen kleiner, in 2 größer und in 1 Falle gleich groß war wie auf der Seite des unberührten Blattes.

Denselben Wachstumsunterschied zeigten auch Versuche an Blattpaaren mit bereits vergrößerten Randknospen. Bei geteilten Sproßstücken war der Achseltrieb des entrandeten Blattes stets größer, bei intakter Achse in 5 von 7 Fällen. Insbesondere bei Verkürzung des unteren Internodiums, ohne Unterschied, ob das obere auch verkürzt oder lang belassen wurde, zeigte sich regelmäßig ein stärkeres Wachstum in der Achsel der entrandeten Blätter (Fig. 6). Diese produzierten in einem Versuch vom 7. Jan. bis 28. Febr. 51,2 mg Achselknospen, intakte Blätter 22,7 mg und zugleich 88,6 mg Randknospen, letztere im ganzen 111,3 mg. Eine größere Menge von Sproßanlagen führte demnach auch hier zu einer stärkeren einseitigen Produktion.

Daß die Randknospen die Hemmungswirkung der Blätter steigern, geht aus einem Versuch hervor, mit Sproßstücken mit nur einem belassenen Blatt, das abwechselnd entrandet oder in der oberen Hälfte

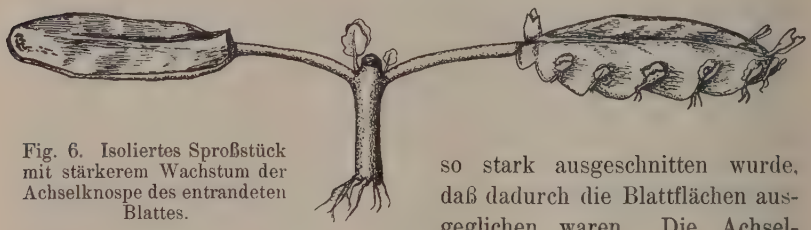

Fig. 6. Isoliertes Sproßstück mit stärkerem Wachstum der Achselknospe des entrandeten Blattes.

so stark ausgeschnitten wurde, daß dadurch die Blattflächen ausgeglichen waren. Die Achselknospen vergrößerten sich mit einer Ausnahme am stärksten in der Achsel des entfernten Blattes. In 7 von 14 Fällen waren auch die Achselknospen der entrandeten Blätter vergrößert, während dies für unberührt belassene Blätter nur in 3 von 11 Fällen galt.

V. Die Wechselbeziehungen zwischen den Achselknospen.

Loeb (1915) hat an *Bryophyllum*, ebenso wie Dostál (1909) an mehreren anderen Pflanzen, unmittelbare Wechselbeziehungen zwischen den beiden gegenüberliegenden Achselknospen festgestellt, die durch das eine belassene Stützblatt, nach den Untersuchungen von Uhrová (1934), hormonal eingeleitet werden. Sobels (1934) hat eine vollkommene Regelmäßigkeit im stärkeren Heranwachsen der Achselknospe des entfernten Blattes bestätigt. Unser Material zeigte eine wenn auch nur geringe Anzahl Ausnahmen von dieser Regel. Z. B. in einer Versuchsreihe mit 8 Sproßstücken hatten die beiden apikalsten die Knospen in der Achsel des entfernten Blattes 0,8; 0,7 mm lang, in der des belassenen 12; 1,5 mm lang. Wurde aber auf einer Seite ein langer

Blattstiel, auf der anderen ein stark verkürzter belassen, wuchs die Achselknospe des kurzen Blattstieles ausnahmslos stärker heran. Die durch den längeren Blattstiel eingeleiteten Wachstumsunterschiede der Knospen wurden auch später beibehalten, wenn der belassene Blattstiel schon abgefallen war. Wenn beide Blattstiele gleichmäßig verkürzt wurden, war das Wachstum der Achselknospen sehr schwankend. Bei Beurteilung der folgenden Versuche ist daher zu berücksichtigen, daß der Blattstiel allein für das regelmäßige Wachstumsverhältnis der Achselknospen maßgebender ist als die Spreite mit dem Blattstiel.

Von 17 Sproßstücken mit nur einem lang belassenen Blattstiel hatten zwar nach 13 Tagen noch 3 die Achselknospe des längeren Blattstieles größer, nach weiteren 26 Tagen waren aber die Achselknospen aller entfernten Blattstiele größer. Setzte man jedoch den Unterschied zwischen den beiden Blattstielen herab, traten Unregelmäßigkeiten auf. Wurde ein Blattstiel ganz belassen, von dem anderen aber die Hälfte oder ein Viertel abgeschnitten, zeigte sich bei allen 10 Sproßstücken nach einer Woche ein stärkeres Knospenwachstum in der Achsel des verkürzten Blattstieles. Bei Verkleinerung eines der beiden Blattstiele um ein Viertel hatten von 9 Sproßstücken je 1 beide Achseltriebe gleich bzw. die Achselknospe des ganzen Blattstieles größer. Schnitt man von einem Blattstiel die Hälfte, von dem anderen ein Viertel ab, hatten bereits 4 von 13 Sproßstücken die Achselknospe des längeren Blattstielstumpfes größer. Der kürzere Blattstielstumpf fiel regelmäßig früher ab.

Noch häufiger erschienen diese Unregelmäßigkeiten beim Belassen von Blattspreiten ungleicher Größe auf beiden Seiten, wozu auch die verschiedene innere Beschaffenheit der einzelnen Blattregionen beitrug. Wurde ein Blatt beseitigt, das andere abwechselnd ganz belassen oder auf die Hälfte verkleinert, wuchsen die Achselknospen der entfernten Blätter am stärksten. Von 58 Sproßstücken mit belassenen ganzen Blättern wich nur eines von der Regel ab. Sproßstücke mit nur einer Blatthälfte zeigten zwei solche Ausnahmen. Daß der basale Blatteil nicht nur das Wachstum der Rand-, sondern auch das der Achselknospen hemmt, bewiesen Sproßstücke mit beiden Blättern, von denen eines bis auf das basale, das andere bis auf das apikale Drittel verkleinert wurde (Fig. 7). Nach 14 Tagen hatten 7 von 9 Sproßstücken die Knospen größer in der Achsel des Blattes mit belassener apikaler Partie. Demnach fördert die apikale Blattregion auch das Wachstum der Achselknospen, wie dies bereits vorher von den Randknospen festgestellt wurde.

Eine gewisse Ähnlichkeit besteht auch darin, daß ganze apikale Blätter am Sproß mehr Regenerate hervorbringen als basale (Dostál, 1930). Sproßstücke, die der apikalen Sproßregion entnommen wurden und bei denen die Achselknospen schon an unberührten Sprossen nach der Blüte heranwuchsen, hatten auch die meisten Ausnahmen. An den obersten Sproßknoten wuchsen beide gegenüberliegende Knospen gleich, auf den ihnen dicht anliegenden aber ziemlich ungleich, was auf eine zur Basis zunehmende Hemmungswirkung schließen läßt. Demzufolge überschritten die Achselanlagen an den mittleren und besonders basalen Knoten nicht eine Länge von 0,2—0,3 mm. Auch das Wachstumsverhältnis der beiden Achselknospen an Sproßstücken mit nur einem Blatt aus der Basis oder der Spitze der Mutterpflanze war ungleich. Während die Achselknospe des belassenen Blattes an basalen Sproßstücken völlig gehemmt wurde, wuchs sie auf den apikalen mitunter sogar stärker heran als die des entfernten Blattes. Operative Versuche sprechen dafür, daß die Gewebe in verschieden alten Sproßteilen die Korrelationseinflüsse ungleich leiten, so blieb z. B. nach der beiderseitigen Unterbrechung der Rinde an basalen Sproßstücken die Achselknospe des entfernten Blattes klein (0,2—0,5 mm), vergrößerte sich jedoch an den apikalen (2,5 mm). Blattlose Teile, deren Verbindung mit der Seite des Stützblattes erschwert wurde, vertrockneten und starben an basalen Sproßstücken viel früher ab als an apikalen, an denen sie bereits durch eine Verbindung von Markgewebe erhalten blieben. Auch voneinander abgetrennte Gewebe jüngerer, apikaler Sproßstücke hatten eine längere Lebensdauer als die älterer, basaler.

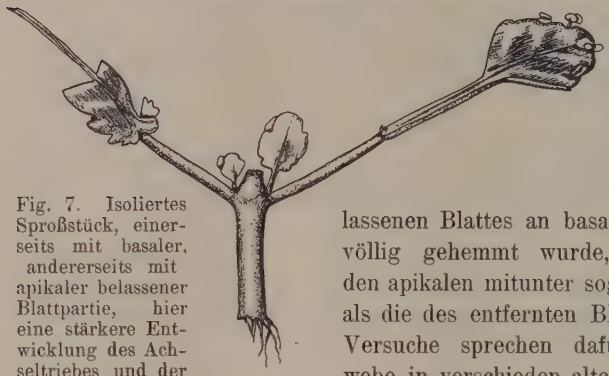

Fig. 7. Isoliertes Sproßstück, einerseits mit basaler, andererseits mit apikaler belassener Blattpartie, hier eine stärkere Entwicklung des Achseltriebes und der Wurzeln zeigend.

Die Unterschiede in der Achsel- und Randknospenentwicklung wurden auch durch ungleichzeitiges Abfallen der Blätter oder Blattstiele hervorgerufen, dessen Ursachen unbekannt geblieben sind. Andere Unregelmäßigkeiten werden durch eine ungleiche Lage der Blattstiele zur Achse begründet. Ist einer der beiden Blattstiele an seiner Ansatzstelle von der Achse stärker abgeneigt, wird das Wachstum seiner

Achselknospe gefördert. Künstliche Hinunterbiegung eines Blattstieles wirkt ebenso wie seine Entfernung.

Wie lange ein Blatt oder ein Blattstiel auf einer Seite des Sproßstückes belassen werden muß, um ein dauerndes regelmäßiges Wachstumsverhältnis hervorzurufen, zeigte z. B. eine Versuchsreihe mit 115 isolierten Sproßstücken (von insgesamt 25 Pflanzen), an denen je ein Blatt gleich am Anfang des Versuches, das andere jeweils in den nachfolgenden Tagen abgeschnitten wurde. Die Dauer der Beeinflussung durch das belassene Blatt schwankte zwischen 24—114 Stunden, und einen Tag nach der Abtrennung der letzten Blätter wurde nachgemessen. Nur an 10 Sproßstücken war die Achselknospe des am Versuchsbeginn entfernten Blattes kleiner als die des später entfernten. Die zeitliche Verteilung dieser Abweichungen war folgende:

> von 16 nach 1 Tag des zweiten Blattes beraubten Sproßstücken 2, von 16 nach 2 Tagen 2, von 29 nach 3 Tagen 2, von 25 nach 4 Tagen 3, von 15 nach 5 Tagen 1, von 14 nach 6 Tagen 1.

Da es sich hier um zufällige, an allen Versuchstagen vorkommende Abweichungen handelte, war das regelmäßige stärkere Heranwachsen der Achselknospe des entfernten Blattes bereits nach 24 Stunden festgelegt, obwohl es erst nach 5—6 Tagen meßbar war (Vers. v. 26. Febr. bis 5. März). In einem ähnlichen Versuche wurde an 73 Sproßstücken einer der beiden Blattstiele am 20. März, der andere erst in den nachfolgenden Tagen vom 21.—24. März abgeschnitten. An 60 Sproßstücken war die Achselknospe des am Versuchsbeginn entfernten Blattes größer, an 8 kleiner, an 5 gleich der des später entfernten. Von den 8 abweichenden Sproßstücken waren 3 nach einem Tag völlig entblättert, 4 nach 2 Tagen, 1 nach 4 Tagen. Auch hier zeigte sich schon eine eintägige Induktion der Wechselbeziehung zwischen den beiden Achselknospen völlig ausreichend. Durch Längsteilung der Achse nach vorheriger 24 Stunden andauernder einseitiger Beeinflussung durch den einen Blattstiel wurde diese Wechselbeziehung verhindert, und es wuchsen die Achselknospen auch auf der Seite des länger belassenen Blattstieles stärker heran. Das Verhältnis der Trieblängen auf der Seite des am Anfang des Versuches und des erst nach 1 Tag entfernten Blattstieles war nach Teilung der Achse 1,97 : 1, bei der intakten Achse 4,18 : 1 (Vers. v. 24. März bis 3. April). Wie diese Wechselbeziehung vermittelt wird, zeigten Versuche, bei denen die Bedeutung der einzelnen Gewebe in dieser Hinsicht auf operativem Wege geprüft wurde.

a) Die Verbindung durch Epidermis und Primärrinde.

Diese wurde dadurch erreicht, daß die Achse einseitig so tief längs gespalten wurde, daß nur die oben genannten Gewebe auf der anderen Seite unberührt blieben. An 11 von 12 Sproßstücken war nach 7 Tagen die Achselknospe des belassenen Blattes größer und nur an 1 erst später. Die angeführten Gewebearten reichen zur Vermittlung dieser Wechselbeziehung unter vorliegenden Bedingungen nicht aus.

b) Die Verbindung durch Rinde (Epidermis bis Bast).

Die Achse wurde einseitig bis zum Holzzylinder eingeschnitten und dieser entfernt. Nach 14 Tagen hatten von 10 Sproßstücken einer Pflanze mit einem langen und einem verkürzten Blattstiel 7 die Achselknospe des langen Blattstieles größer, 3 gleich groß. Bei der zweiten Pflanze hatten von 5 zurückgebliebenen Sproßstücken 4 die Achselknospe des belassenen Blattes größer. Schon nach 7 Tagen verfaulten die meisten der so behandelten Sproßstücke bis auf die nächste Umgebung der Ansatzstelle der langen Blattstiele. Auch in anderen Versuchen, sowohl im Licht wie im Dunkeln, wuchsen die Achselknospen unregelmäßig, z. B. von 27 Sproßstücken aus 5 verschiedenen Pflanzen hatten nach 9 Tagen 20 die Achselknospen der belassenen Blätter größer, 7 gleich groß.

Bei einer anderen Versuchsanordnung zeigte sich auch eine gewisse Leitung der Korrelation der Achselknospen. Wurden die abgeschälten Rindenpartien mit ihren inneren Flächen zusammengepreßt, wuchs nach einer Woche an 4 von 8 Sproßstücken die Achselknospe des abgeschnittenen Blattes stärker, an 1 gleich der des belassenen. In einem anderen ebenso angestellten Versuch war ersteres an 3 von 10 Sproßstücken der Fall, letzteres an 4. Auch wenn die belassene Rinde an ein Glasröhrchen angepreßt wurde, war nach einer Woche die Achselknospe des abgeschnittenen Blattes in 9 Fällen größer, in 5 kleiner und in 1 gleich groß der des belassenen. An den Sproßstücken der oberen Region reichte die Rinde zur Korrelationsvermittlung aus, nicht aber so an den basalen. Aus dem Vergleiche des Verhaltens der Sproßstücke teils ohne Holz, deren Achselknospen also einseitig durch die Rinde zusammenhingen, teils mit auf beiden Seiten unterbrochener Rinde, geht hervor, daß sich die Wechselbeziehung der Knospen durch die Rinde besser verbreitet als durch den Holzzylinder, denn die Achselknospen der belassenen Blätter waren kleiner an Sproßstücken mit beiderseits unterbrochener Rinde.

c) Die Verbindung durch Holz- und Markgewebe.

Diese wurde durch das Abziehen der Rinde zwischen beiden Blättern erreicht. Blieben dann in einem Versuche nur schmale Rindenbänder

unter den Blattstielen bestehen, war nach 14 Tagen an 11 von 15 Sproßstücken die Achselknospe des langen Blattstieles größer. In 3 Fällen waren beide Knospen noch gleich, in 1 nicht meßbar. In einem anderen Versuch war an 4 von 8 Sproßstücken die Achselknospe des längeren Blattstiels kleiner, an 2 größer und an 1 gleich groß. Bei einer anderen Pflanze hatten 3 von 5 Sproßstücken die Achselknospe des langen Blattstieles kleiner, 1 größer. Nur schmale Längsfurchen bis zum Holz auf der Seite des entfernten Blattes führten nach 18 Tagen an 6 von 7 Sproßstücken zu stärkerem Wachstum des Achseltriebes des belassenen Blattes, das der Achselknospe des entfernten blieb gering. Bei einer anderen Pflanze hatten alle 7 Sproßstücke die Achselknospe des belassenen Blattes größer. Das gilt auch für die Dunkelkultur. Nur an apikalen Sproßstücken war die Achselknospe des entfernten Blattes stärker entwickelt (z. B. 5 : 4 mm).

Das Belassen des Bastes änderte nichts Wesentliches an den Wachstumsverhältnissen, da dieser am Holzzylinder ohne besondere Schonung bald abstarb. Nach 17 Tagen wuchs dann in 11 von 16 Fällen die Achselknospe des belassenen Blattes stärker. Die Verbindung nur mit dem Markgewebe wurde durch beiderseitiges Abschaben aller anderen Gewebe bis auf das Mark hergestellt. Nach 17 Tagen hatten 11 von 13 Sproßstücken die Achselknospe des belassenen Blattes größer, 2 noch nicht meßbar. Nach 6 Wochen waren alle Achselknospen des entfernten Blattes nur 0,3—0,5 mm lang, während der Achseltrieb des belassenen Blattes 12 mm betrug und 4—5 Blattpaare von 10×19 mm Größe (Länge×Breite) aufwies. Wurzeln entstanden auch nur auf der Seite des belassenen Blattes. Daß sich die Sproßhälften ohne Stützblatt so lange erhalten haben und dennoch ihre Achselknospen nicht heranwuchsen, spricht dafür, daß sich die Hemmungswirkung des in der Achsel des belassenen Blattes heranwachsenden Triebes auf die Achsel des entfernten Blattes ausbreitet. Von diesem Gesichtspunkte aus wären auch alle anderen Fälle des Nichtheranwachsens der Achselknospe des entfernten Blattes als Folge der durch die betreffenden Achsengewebe geleiteten Korrelationseinflüsse der Blätter zu betrachten. So waren an Sproßstücken mit einem langen und einem sehr verkürztem Blattstiele die Knospen auf der Seite des kurzen Blattstielstummels auch nach 14 Tagen grün, aber nur 0,4—0,6 mm lang, wenn beide Seiten mit Mark allein verbunden waren. Bei völliger Durchtrennung beider Sproßhälften wuchs auch die Achselknospe ohne den stützenden Blattstiel etwas stärker heran (vgl. auch Fig. 8).

d) Die Verbindung durch eine beschränkte Querzone der Achse.

Die bisherigen Versuche zeigten nur in wenigen Fällen die Möglichkeit der Korrelationsleitung bis zu dem Maße, daß die Achselknospe des entfernten Blattes stärker heranwuchs. Der Grund dafür liegt wahrscheinlich in der Beschädigung der Gewebe durch ihre Abtrennung. Es wurde daher dann die Achse der Sproßstücke der Länge nach gespalten bis auf eine beschränkte Zone, in der aber alle Gewebe miteinander zusammenhingen. In einem Versuche wurde die Achse der Sproßstücke abwechselnd von oben bis auf 7—10 mm weit von der basalen Schnittfläche gespalten oder intakt belassen. An allen gespaltenen Sproßstücken war die Achselknospe des belassenen Blattes größer, an allen intakten jedoch kleiner als die Gegenknospe in der Achsel des entfernten Blattes. Ähnlich ließ auch eine von unten her angebrachte Längsspaltung bis auf 2 mm über den Knoten das Wachstum der Achselknospe des entfernten Blattes nicht zu. Dies galt auch für von unten gespaltene Sproßstücke, die in den Sand umgekehrt eingepflanzt wurden. Die Entfernung der Randknospen ändert nichts an diesen Verhältnissen. Nur an dem apikalsten Abschnitte war danach die Achselknospe des entfernten Blattes größer.

Durch das Abschneiden der Spreite wurden auch hier die Wechselbeziehungen verstärkt, so daß beim Belassen eines langen Blattstieles die Spaltung der Achse von oben oder unten zu einem stärkeren Wachstum der Knospe in der Achsel des entfernten Blattes führte. Zwei übereinander greifende Spaltungen der Achse, eine von oben, die andere von unten, zwangen zur Leitung auf einem Umwege. An 7 von 10 Sproßstücken war die Achselknospe des belassenen Blattes größer, an 2 gleich groß, an 1, und zwar dem apikalsten kleiner als auf der Seite des entfernten Blattes. Das Vorhandensein der Blattspreiten scheint überhaupt für die Verbreitung der Korrelation durch enge Verbindungszonen oder auf Umwegen quer durch die Achse hinderlich zu sein.

e) Die Bedeutung der Schnittflächen und der dazwischengelegten Fremdkörper.

Achsenstücke mit einem belassenen und einem entfernten Blatte wurden der Länge nach geteilt und dann, wieder fest verbunden, eingepflanzt. Von den Vergleichssproßstücken wurden beide Hälften getrennt und gleichfalls eingesetzt. Das Wachstum der Achselknospen wies nach 20 Tagen sowohl bei getrennten als auch zusammengebundenen Sproßstücken keine deutlichen Unterschiede auf, denn immer wuchs die

Achselknospe des belassenen Blattes stärker heran als die des entfernten (Fig. 8 a). Nur die Widerstandsfähigkeit der getrennt eingesetzten Sproßstückhälften war herabgesetzt. Wenn das Holz so zugeschnitten wurde, daß sich die Schnittflächen dicht berührten, war kein sichtbares Wachstum der Knospen in der Achsel des entfernten Blattes zu bemerken. Ein Vergleich mit bloßer Unterbrechung der Rinde auf beiden Seiten zeigte einen auffallenden Hemmungseinfluß des belassenen Blattes (Fig. 8 b). Die Achselknospen der entfernten Blätter erreichten dann in einem Versuche vom 15. Febr. bis 17. März nur eine Länge von 1—2 mm und waren rötlich gefärbt. An völlig geteilten Sproßstücken waren diese Achselknospen hellgrün, 1,5 mm lang und trugen Blätter von 4,5×4; 2×1,7 mm Größe. Die Achselknospen der belassenen Blätter maßen 6 mm, ihre Blätter bis 8×8,5 mm. Durch die Schnittflächen drang die Hemmungswirkung des belassenen Blattes und seines Achseltriebes auf die Seite des entfernten Blattes nicht durch, so daß hier die Achselanlage nur so stark heranwuchs, wie der beschränkte Stoffvorrat in dem blattlosen Teil ausreicht. Wurzeln entstanden daher nur an den Achseltrieben der belassenen Blätter, nicht aber auf den der entfernten, unter denen sie auch am unteren Internodium fehlten.

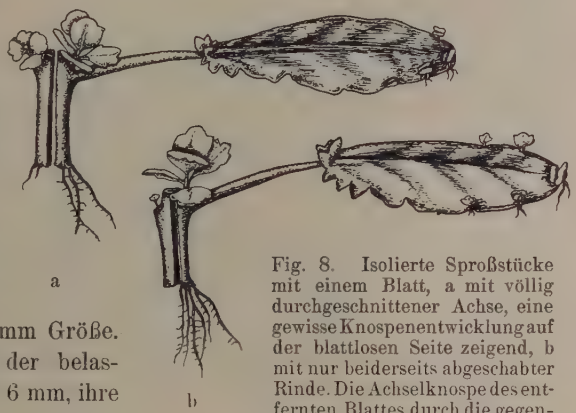

Fig. 8. Isolierte Sproßstücke mit einem Blatt, a mit völlig durchgeschnittener Achse, eine gewisse Knospenentwicklung auf der blattlosen Seite zeigend, b mit nur beiderseits abgeschabter Rinde. Die Achselknospe des entfernten Blattes durch die gegenüberliegende stark gehemmt.

Wurde zwischen die beiden Sproßhälften ein Agarplättchen gelegt, wuchs mit einer einzigen Ausnahme die Achselknospe des belassenen Blattes stärker heran. Das Wachstum der Achselknospe wurde dabei auch durch einen etwa $^1/_3$—$^1/_2$ cm^2 großen Basallappen nicht angeregt. Bei Anwendung von Gelatine anstatt Agar blieben nach 7 Tagen nur bei 2 apikalen von 7 Sproßstücken auch die Achselknospen des entfernten Blattes erhalten und erreichten eine Länge von 4 bzw. 3 mm im Vergleich zu 6 bzw. 4 mm Länge der Achseltriebe der belassenen Blätter. Das Wachstum der Achselknospen der entfernten Blätter wurde bei dieser Versuchsanordnung auch durch das Ausschneiden der Achselknospen

der belassenen Blätter nicht hervorgerufen, sondern die Achsenhälfte auf der Seite des entfernten Blattes war nach 21 Tagen meistens schon vertrocknet.

Schlußbetrachtungen.

Die als integrale Polarität im Sinne Zimmermanns (1929) zu deutende vorherrschende Entwicklung der apikalen Randknospen, die sich nicht nur an ganzen, sondern auch an quer geteilten Blättern in einer stärkeren Produktion an den oberen als an den unteren Blatteilen äußert, könnte man auf verschiedene Ursachen zurückführen. Bei der Bildung des Blattes (Beals 1923, Mehrlich 1931, Naylor 1932) entstehen die apikalen Randknospen zuerst und weisen auch vor ihrem Streckungswachstum mehr Blattanlagen auf als die basalen. Die ihnen anliegenden apikalen oder basalen Blattpartien weichen voneinander sowohl in chemischer wie in morphologischer Hinsicht ab. Der Gehalt an Kohlehydraten (nach 2stündigem Erhitzen mit 6 % HCl im kochenden Wasserbade als Glukose bestimmt) und der Stickstoffgehalt ist aus Tab. 1 ersichtlich.

Tabelle 1.

Abgetrennte Schwesterblätter von *Br. crenatum*, die einen ganz belassen, die anderen quergeteilt, vom 9.—13. Juli auf feuchtem Sand gezogen. Kohlehydrate und Stickstoff in Prozenten des Trockengewichtes.

Blätter	Hälften	Trockengewicht %	Kohlehydrate %	Stickstoff %
ganz	apikal	8,69	18,23	1,76
	basal	8,60	22,98	1,53
halbiert	apikal	9,09	23,73	1,64
	basal	8,78	24,24	1,88

Der ursprünglichen an der Blattbasis bemerkbaren Stoffstauung kann hier keine ortsbestimmende Wirkung für die Knospenentwicklung zugeschrieben werden etwa im Sinne Hagemanns (1930), da sich durch stärkeres Heranwachsen der oberen Randknospen bis zu einer Größe von 0,5 mm die Stoffverteilung umkehrt. Auf die P_H-Gradienten im Sinne Struggers (1934), kann nur aus anderen Beobachtungen geschlossen werden. So führt z. B. Small (1929) für Blätter von *Vicia faba* an der Basis p_H 5,6, an der Spitze 5,9 und zwar für den Bast an. Histologisch ist die Blattbasis durch das Übergewicht der Leitbündel dem Apikalteil gegenüber verschieden und diese wirken auf die Randknospen in dem basalen Teil des Blattes ebensohemmend, wie die Blattstiele und das Achsenstück. Die Hemmungswirkung wird durch in Agar einfangbare Hemm-(Wuchs-)Stoffe vermittelt (Uhrová, 1934).

Von großer Bedeutung sind jedoch die korrelativen Beziehungen zwischen den Randknospen, die ihre ursprünglichen Entwicklungsunterschiede vergrößern. Dadurch wird auch die Ungleichheit des Nährstoffinhaltes deutlicher, die nach der Unterbrechung der Korrelation im oberen und unteren Blattstück bereits nach 3 Tagen verschwindet, und daher sind dort auch die Produktionsunterschiede weit weniger sichtbar als am ganzen isolierten Blatt. Durch die hier beschriebenen Operationen, die das widerstandsfähige Blattgewebe des *Bryophyllum* gut verträgt (Lamprecht 1918), lassen sich die ursprünglichen Korrelationen verändern und die davon abhängige Polaritätsäußerung umkehren. Die in üblicher Weise nach Teilung feststellbaren Produktionswerte (Loeb 1924, Dostál 1926) sind eher eine Folge der ungleichen Nährstoffmengen als der spezifischen Einflüsse. Unberührt bleibt hier die Frage nach den die Randknospenentwicklung auslösenden Ursachen, die schon mehrmals erörtert wurde (Wakker 1885, Goebel 1902, Reed 1913, Smith 1921, Kakesita 1928, Mehrlich 1931), da unser Material auch an intakter Pflanze Randknospen trieb. Das Vorherrschen der Triebe an gewissen Orten ist ein Anzeichen ihres hormonal vermittelten Korrelationsübergewichtes, ebenso wie dies für Stengelknospen an anderen Pflanzen leichter zu beweisen war (Snow 1925, Weiskopf 1927). Die aus ihnen hervorgehenden Hemmstoffe können sich auch durch eine zwischen die Spreitenschnitte gelegte Gelatineschicht verbreiten.

Tabelle 2.

Isolierte Stengelstücke von *Br. crenatum* mit einem belassenen und einem abgetrennten Blatt vom 9.—16. Juli auf feuchtem Sand gezogen. Blätter sowie ganze Achsenstücke erst für die Analyse geteilt.

		Hälften	Trockengewicht %	Kohlehydrate %	Stickstoff %
Blätter	isoliert	apikal	8,21	29,46	1,96
		basal	8,26	25,25	2,02
	am Stengelstück	apikal	7,44	14,57	1,91
		basal	7,48	16,94	1,89
Achse	ganz	mit Blatt	16,60	13,16	1,51
		ohne Blatt	15,74	12,76	1,44
	halbiert	mit Blatt	22,14	14,96	0,92
		ohne Blatt	27,78	3,07	0,67

Besonders geht das aus Versuchen mit Blättern an Stengelstücken hervor. Die Produktion am Blatt wird durch das Stengelstück stark herabgesetzt, nach Loeb durch die hemmende Wirkung der Achse, welche die an isolierten Blättern zur Randknospenentwicklung verbrauchten Baustoffe an sich reißt. Wie aus Tab. 2 ersichtlich, sind im apikalen Teile des Blattes am Sproßstück weniger Kohlehydrate als im basalen, während die abgetrennten Schwesterblätter im oberen Teil bereits nach 7 Tagen mehr Kohlehydrate enthielten. Trotzdem blieb auch hier die stärkere Randknospenentwicklung nur auf den oberen Blattrand beschränkt. Im Achsenstück selbst kommt es zu einem weitgehenden Stoffverbrauch, besonders bei abgeschnittenen Blättern, wie dies aus Tab. 2 für die blattlosen Achsenhälften hervorgeht. Am Stengelstück mit nur einem Blatt wachsen demnach sowohl die Rand- wie auch Achselknospen an dem Orte der Achse bzw. des Blattes mit niedrigerem Kohlehydratgehalt stärker heran. Im abgetrennten Blatt fällt dagegen die kräftigere Randknospenentwicklung mit der lokalen Anhäufung der Nährstoffe zusammen.

Durch die Untersuchungen von Cholodny (1924), Snow (1929), Thimann u. Skoog (1933) wurde festgestellt, daß für die Einwirkung der Hormone die innere Beschaffenheit des Organes oder des Ortes maßgebend ist. Wie in Snows Versuchen an Keimpflanzen (1931) ist auch hier die Entfernung zwischen dem Hormonherd und seinem Wirkungsorte von großer Bedeutung. Die von dem Ursprungsorte der Hemm- (Wuchs-) Stoffe, nämlich dem belassenen Blatt, entferntere Achselknospe des abgeschnittenen Blattes wächst stärker heran als die nähere, d. h. seine eigene. Dasselbe gilt auch von den apikalen Randknospen in bezug auf die besonders stark wachstumshemmenden Basalteile des Blattes. Daß im Gegensatze zu Snows Keimpflanzen von *Pisum sativum* (1931) und Dostáls austreibenden *Scrophularia*-Knollen (1926, S. 183) in diesen *Bryophyllum*-Versuchen nähere Anlagen im Streckungswachstum gehemmt und entferntere gefördert werden, liegt wahrscheinlich daran, daß dort ganz junge, hier jedoch bereits ausgewachsene Teile Hormone erzeugen.

Am Stengelknoten wird dadurch bereits in 24 Stunden zwischen den beiden ursprünglich gleichen Sproßanlagen eine Korrelation mit dem Wachstumsübergewicht der Achselknospe des amputierten Blattes regelmäßig eingeleitet. Dieses erhält sich aber nur dann, wenn diese stärker heranwachsende Knospe die in der Achsel des belassenen Blattes stehende hemmt. Das geschieht, wie in den Versuchen Snows (1925) und Weiskopfs (1927), durch Ausscheidung eines Hormons, das hier jedoch quer durch die Achse geleitet wird. Für ein regelmäßiges Wachstum der

Knospen ist die Verbindung mit Rinde nötig. Da der besonders nach Kastens (1934) dabei wichtige Siebteil bei dieser Pflanze nur eine geringe Stärke aufweist, schlugen Versuche mit eingelegter Gelatine meist fehl. Die Verbindung der beiden gegenüberliegenden Achselanlagen durch Primärrinde, Holzzylinder oder Mark reichte höchstens zur Verhinderung des Wachstums der Achselknospe des entfernten Blattes aus, da bei erschwerter Verbindung durch die Achse der Achseltrieb des belassenen Blattes ganz normal heranwuchs. Näheren Aufschluß über die Leitung der Hormone geben angeführte Versuche nicht (vgl. Münch, 1930), da ältere *Bryophyllum*-Gewebe sowohl im Blatt als auch in der Achse nach Ossenbeck (1927) und Sobels (1934) schwer leiten. Darüber, welche von den beiden am isolierten Stengelstück befindlichen Sproßanlagen stärker heranwachsen, ob Rand- oder Achselknospen, entscheidet das Achsenstück, besonders sein unteres Internodium. Wird dieses lang gelassen, herrschen die Achselknospen vor, sonst die Randknospen. In den meisten Versuchen war ein auffallender Antagonismus zwischen diesen beiden miteinander korrelativ verbundenen Knospenarten zu bemerken, und zwar dadurch, daß das Ausbrechen der einen Art das Wachstum der anderen fördert. Der Grund dafür, daß aus den Achselanlagen nachher starke Triebe heranwachsen, während die Randanlagen nur gestauchte Rosetten nach dem Verfaulen des Blattes bildeten, liegt auch in der Bewurzlung an der Basis des sich erhaltenden Internodiums (Went 1930).

Zusammenfassung.

Die Ergebnisse der Versuche mit isolierten Blättern und einknotigen Stengelstücken von *Bryophyllum crenatum* lassen sich wie folgt zusammenfassen:

1. Die Randknospenentwicklung weist auf eine integrale Polarität der Blätter hin, indem sie am apikalen Randteil am stärksten, am basalen am schwächsten stattfand und dieser bereits in der Anlage festgelegte Unterschied auch nach Querteilung der Blätter bestehen blieb.

2. Diese Polarität wurde durch Operationen an Knospen und Blattspreiten untersucht und dabei der Einfluß der vom Blatt gebildeten Hemmstoffe und andere Beziehungen (ungleicher innerer Bau, Nährstoffverteilung) berücksichtigt.

3. Das Wachstumsverhältnis zwischen den Rand- und den Achselknospen erwies sich meistens als antagonistisch und von der Länge des belassenen unteren Achsenstückes abhängig.

4. Das Wachstumsübergewicht der Knospe in der Achsel des entfernten Blattes an Sproßstücken mit nur einem belassenen Blatt wird

durch den im Blatt gebildeten Hemmstoff, der dieselbe Wirkung hat wie der Wuchsstoff (Uhrová 1934), eingeleitet und bleibt durch die Wechselbeziehungen zwischen den beiden gegenüberliegenden Knospen erhalten. Die Bedeutung der Gewebe und der Nährstoffe wurde in Betracht gezogen.

Literaturverzeichnis.

Beals, C., Ann. Mo. Bot. Gard. **10,** 369 (1923). — Behre, K., Planta **7,** 208 (1929). — Bottazzi, F., Scientia (Rivista di scienza) **42,** 21 (1927). — Cholodny, N., Ber. dtsch. bot. Ges. **42,** 356 (1924). — Dostál, R., Ber. dtsch. bot. Ges. **27,** 547 (1909). — Derselbe, Acta Soc. Sci. Nat. Mor. **3,** 85 (1926). — Derselbe, Ber. dtsch. bot. Ges. **44,** 626 (1926). — Derselbe, Flora **24,** 240 (1930). — Goebel, K., Biol. Centralbl. **22,** 395 (1902); **36,** 193 (1916). — Hagemann, A., Gartenbauwissenschaft **6** (1931/32). — Kakesita, K., Japan. Journ. Bot. **4,** 27 (1928); **5,** 219 (1930). — Kastens, E., Mitt. Inst. f. allgem. Bot. Hamburg **6,** 33 (1924). — Lamprecht, W., Beitr. z. Allg. Bot. **1,** 376 (1918). — Loeb, J., Bot. Gaz. **60,** 249 (1915); **62,** 293 (1916). — Derselbe, Regeneration from a physico-chemical viewpoint. New York 1924. — Mehrlich, F. P., Bot. Gaz. **92,** 113 (1931). — Münch, E., Die Stoffbewegungen in der Pflanze. Jena 1930. — Naylor, E., Amer. J. Bot. **19,** 32 (1932). — Ossenbeck, C., Flora **122,** 342 (1927). — Reed, E., Bot. Gaz. **75,** 113 (1923). — Schwarz, W., Jb. wiss. Bot. **78,** 113 (1933). — Small, J., Hydrogen-ion concentration in plant cells and tissues. Protopl. Monogr. Berlin 237 (1929). — Smith, E. F., Jour. Agric. Res. **21,** 593 (1921). — Snow, R., Ann. of Bot. **39,** 841 (1925). — Derselbe, New Phytologist **28,** 345 (1929). — Derselbe, Proc. Roy. Soc. B. **111,** 86 (1932). Sobels, J., Rec. trav. bot. néerl. **31,** 188 (1934). — Strugger, S., Ber. dtsch. bot. Ges. **51,** 193 (1933). — Thimann, K. W. and Skoog, F., Proc. Nat. Acad. Sci. USA. **19,** 714 (1933). — Uhrová, A., Planta **22,** 411 (1934). — Wakker, J. H., Onderzoekingen over adventieve knoppen. Diss. Amsterdam 1885. — Weiskopf, B., Publ. biol. Écol. vét. Brno **6,** 79 (1927). — Went, F. A. F. C., Zeitsch. f. Bot. **23,** 19 (1930). — Zimmermann, W., Roux' Archiv **116,** 669 (1929).

Beiträge zur Kenntnis des Dickenwachstums der Membranen[1]).

(Untersuchungen an den Haaren von Humulus lupulus.)

Von **Heinrich Franz.**

Mit 10 Abbildungen im Text.

Schon seit vielen Jahren beschäftigen sich die Zellforscher mit den Fragen, die die Struktur und das Wachstum der Zellmembran stellen. Nachdem Nägeli in den 50er Jahren seine Theorie über das Wachstum der Stärkekörner entwickelt und versucht hatte, die dabei gewonnenen Erfahrungen auch auf das Wachstum der Zellmembran zu übertragen, beginnt in der botanischen Literatur der Streit um die Physik des Membranwachstums. Besonders sind es Strasburger, Dippel, Schmitz, Krabbe und Noll, die die Intussuszeptionstheorie Nägelis durch eine Appositionstheorie zu ersetzen trachten.

Der heutige Stand der Membranforschung ist, daß die Entstehung dicker geschichteter Membranen durch Apposition als allgemein gültig angenommen wird, d. h. wir nehmen an, daß das lebende Protoplasma Schicht nach Schicht auf die bereits vorhandenen auflagert, so daß die Gesamtheit der sichtbaren oder derjenigen Schichten, die sich durch irgendwelche Eingriffe sichtbar machen lassen, den Schluß zuläßt, in welcher Folge die Schichten entstehen, indem jede einzelne von ihnen um so jünger ist, je näher sie dem plasmaerfüllten Lumen liegt.

Wie bekannt, kann das Dickenwachstum der Membran sehr lange währen; es kann einen kontinuierlichen Prozeß darstellen oder sich mit einer oder mehreren Unterbrechungen vollziehen. Über den Einfluß äußerer Bedingungen auf das Dickenwachstum der Membran ist nicht viel mehr bekannt, als daß ungünstige Bedingungen, welche eine Hypoplasie in der Gewebedifferenzierung veranlassen (Küster 1925, S. 256) auch das Dickenwachstum der Membran stark hemmen können.

Über die zeitlichen Eigenschaften des Membranverdickungsprozesses ist ebenso wenig bekannt, so daß wir auf die Frage, mit welcher Geschwindigkeit das Dickenwachstum sich betätigt, und in welcher Zeitspanne es sich vollendet, nicht viel zu antworten imstande sind.

Ich habe versucht, Beiträge zu diesen Fragen zu sammeln und im Botanischen Institut der Universität Gießen in den Semestern S.S. 1932, W.S. 1932/33 und S.S. 1933 mich ihnen gewidmet. Über das Ergebnis sollen die nachfolgenden Seiten berichten.

Zellen mit starken und deutlich geschichteten Membranen sind in allen Lehrbüchern eingehend beschrieben worden. Objekte zu finden, die sich zu den von mir geplanten Untersuchungen empfahlen, machte trotzdem keine geringe Mühe. Nach einer Reihe orientierender Vorversuche entschied ich mich für die Bearbeitung der amboßförmigen

1) Erschienen als Dissertation der Philosophischen Fakultät der Universität Gießen.

oder weberschiffchenähnlichen Kletterhaare von *Humulus lupulus*. Einen kurzen Überblick über ihre Entwicklungsgeschichte gibt Rauter (1870), ohne jedoch auf die Entwicklung der Membran näher einzugehen. In den Stadien, die Rauter in seinen Abbildungen zeigt, ist die Membran immer einschichtig gezeichnet.

Für meine Fragestellung war es wichtig zu wissen, zu welchem Zeitpunkt die Membran ihr Dickenwachstum beginnt. Untersuchung ganz junger Internodien ergab, daß in solchen von 1—3 mm Länge die Membran noch ungeschichtet ist. Ihre Dicke beträgt 3,5 μ. Meine Befunde stimmen mit denen Wegners (1910) überein, der angibt, daß die Haare in jungen Internodien in ihrer Größe schon vollkommen ausgebildet sind. Die langen Spitzen der Kletterhaare überdecken sich in diesen jungen Internodien und werden erst durch das Streckungswachstum der Achse voneinander getrennt. Die Anlage der Haare findet frühzeitig ihr Ende; spätere Einschaltung neuer Haare kommt bei *Humulus lupulus* nicht vor.

An den ältesten Internodien, die schon sehr früh im Frühjahr gebildet werden, sitzen die Haare auf Gewebezapfen, die, wie schon Rauter angibt, 1—$1^1/_2$ mm hoch werden. Die Bildung dieser Zapfen erfolgt jedoch immer nur in den 4—6 untersten Internodien. An höher gelegenen treten sie niemals auf, auch dann nicht, wenn ihr Alter dasjenige erreicht oder übertrifft, welches die mit Gewebezapfen bereits ausgestatteten basalen Internodien der Hopfenpflanzen haben.

I. Morphologische Merkmale der Haarentwicklung.

Wie bereits erwähnt, verdickt sich die Membran der *Humulus*-Haare durch Bildung gleichmäßiger, d. h. an allen Teilen der Zelle zur Ablagerung kommender Lamellen; die Breite des Lumens wird infolgedessen — von einer Haarspitze zur anderen gemessen — im Laufe des fortschreitenden Verdickungsprozesses immer kleiner.

Die Untersuchungen der Membranstruktur, die ich im wesentlichen im Winter an konserviertem Material durchführte, ließen auf drei Zeitabschnitte in der Entwicklung der Membran schließen (Fig. 1).

Die äußersten Schichten, die ältesten — im ersten Zeitabschnitt gebildet — zeigen in ihrem Bau wenig Struktureigentümlichkeiten. In diesem Zeitabschnitt werden die Schichten in regelmäßiger Folge angelegt, d. h. das Plasma lagert auf seiner ganzen Oberfläche Schichten von überall gleichbleibender Mächtigkeit auf die bereits vorhandenen auf. Ob die Zahl dieser so gebildeten Membranschichten in allen Haaren dieselbe ist, vermag ich nicht anzugeben, da es mir auch mit

Hilfe chemischer Reagenzien nicht gelang, diese Schichten so deutlich zu machen, daß sie mit Zuverlässigkeit sich hätten zählen lassen. Schätzungsweise gebe ich ihre Zahl auf 5—10 an. Die äußerste unterscheidet sich mitunter deutlich von den anderen durch stärkeres Licht-

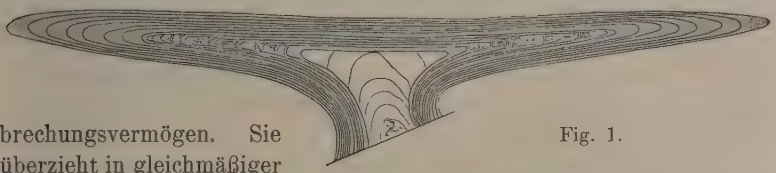

Fig. 1.

brechungsvermögen. Sie überzieht in gleichmäßiger Dicke das ganze Haar, nur in den beiden Spitzen erreicht sie eine größere Dicke. Wenige Male konnte ich feststellen, daß radiale tüpfelähnliche Strukturen den Schichtenkomplex durchsetzen, die in polarisiertem Licht deutlich sichtbar wurden.

An konserviertem Material war nicht selten zu beobachten, daß dieser Schichtenkomplex innen mit einer Lamelle abschloß, die sich deutlich durch Breite und stärkeres Lichtbrechungsvermögen von den anderen unterschied. Bemerkenswert ist, daß diese Schicht fast in jedem mit Corallinsoda — ich verwendete eine erdbeerrote Lösung des Farbstoffes in 4% Soda — behandelten Haar auffiel, ohne daß sie sich selbst färbte. Ich habe versucht, mit den Reagenzien, die Anderson (1927) für die Erforschung der Struktur des Kollenchyms (*Solanum lycopersicum*) angewandt hat, eine Lamellierung in der behandelten innersten Schicht nachzuweisen. Färbungen sowie Lösungsreaktionen veränderten jedoch die gesamte Haarmembran nicht merklich, so daß sich auch für diese ausgezeichnete innerste Schicht eine Zusammensetzung aus mehreren dünnen Lagen nicht nachweisen ließ.

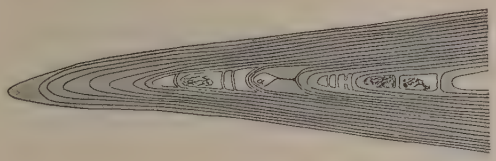

Fig. 2.

Als zweiten Schichtenkomplex (Fig. 2) möchte ich die nächstfolgenden ebenfalls aus Zellulose bestehenden Schichten zusammenfassen, die durch bemerkenswerte Struktureigentümlichkeiten auffallen. Rhythmische Kappenbildungen, wie sie Krabbe für die Bastfasern von *Asclepiadaceen* und *Apocynaceen* beschrieben hat, finden sich in der Membran eines jeden alten *Humulus*-Haares.

Offenbar sind bei der Kappenbildung der Haarzellen zwei verschiedene Modi zu unterscheiden. In einem und demselben Haare

sehen wir streckenweise Kappenbildungen aufeinanderfolgen, zwischen welchen Reste toten Protoplasmas vorkommen, und streckenweise Kappen, zwischen welchen solche Einlagerungen fehlen. Es läßt sich feststellen, daß beide Erscheinungen miteinander abwechseln, und zwar so, daß diejenigen Kappen, die Protoplasma in sich schließen, wesentlich größer sind als die plasmaleeren. Der Verlauf der Schichten, die man im ganzen Haar klar und eindeutig verfolgen kann, erscheint mitunter innerhalb der Spitzen unterbrochen. Die oft sehr breiten Kappen setzen sich zuweilen unmittelbar in Membranlamellen fort, welche die Wand des Haares begleiten und sich deren Lamellen unmittelbar anschließen, oder die Kappen sind nur als solche Stücke sichtbar, die als kegelförmige, oben freilich gerundete Häubchen oder Näpfchen den Protoplasten bedecken.

Neben den bisher beschriebenen Membranverdickungsprozessen, die sich so vollzogen, daß in den Zellenspitzen die Membranen sich handschuhfingerartig ineinanderschoben, ist noch ein anderer Verdickungsprozeß zu erwähnen. Ich meine die ringwulstähnlichen Verdickungen, die Haberlandt (1887) für die Haare von *Sicyos* geschildert hat. Sie sind bei alten *Humulus*-Haaren keine Seltenheit. Ihr Lumen wird sanduhrförmig eingeschnürt, schließlich völlig zerlegt, so daß ein nicht geringer Spitzenanteil der Haarzelle von dem kernhaltigen basalen Anteil abgetrennt wird. Schichtung ist an diesen Membranverdickungen verhältnismäßig selten zu beobachten. Die Erscheinung der Ringverdickungen kann sich oft zweimal in der Spitzenfüllung der Haarmembran wiederholen; immer liegen dann jedoch mehrere normale, vollkommen ausgebildete Schichten zwischen den Ringverdickungen.

Auch diesen zweiten Schichtungskomplex schließt eine besonders breite Schicht ab, die sich wiederum durch stärkeres Lichtbrechungsvermögen auszeichnet. Sie ist innerhalb des ganzen Lumens gut zu verfolgen und nach Behandlung mit Korallinsoda deutlicher sichtbar. Liegt ein Haar 2—3 Tage in einer 4 % Korallinsodalösung, so erleidet die innerste Schicht mannigfache Veränderungen; sie bildet häufig sattelförmige Vorsprünge, die sich in den nach innen folgenden dritten Schichtenkomplex wölben; es handelt sich dabei wohl um die Wirkung einer starken Quellung der innersten Schicht des zweiten Komplexes; indem diese Schicht vorzugsweise in der Richtung ihrer Fläche sich dehnt, wirft sie Falten, durch welche die ihr folgenden jüngeren abgehoben und zur Seite gedrängt werden können.

Während die äußersten Membranlamellen durch Korallinsoda nicht gefärbt werden, färbt sich die hier in Rede stehende schwach rot in demselben Reagens.

Der dritte Schichtenkomplex — der jüngste — färbt sich mit Korallinsoda kräftig rot und mit Anilinblauessigsäure blau. Es liegt also bei ihm die als Kallose bezeichnete Form des Zellwandstoffes vor. Die Färbung der Schichten ist um so stärker, je jünger sie sind. An Hopfenstengeln, die nach Abschluß der Vegetationsperiode konserviert worden waren, zeigte sich, daß in den Haaren junger Internodien die Kallosesubstanz weit in die beiden Spitzen hineinragt, während in älteren Haaren der Kalloseanteil sich auf den mittleren Teil des Haares beschränkte. Diese Schichten sind sehr viel breiter als die Zelluloseschichten, ihr Zusammenhalt scheint lockerer zu sein und zu Spaltungen zu führen. Innerhalb dieses Schichtenkomplexes sieht man oft zystolithenartige Gebilde in das Lumen hineinragen. Im allgemeinen verlaufen die Schichten äquidistant der Haaroberfläche; das Lumen, das die zarten Membranlinien umschließen, und die stark eingeengte, dickwandig gewordene Zelle sind einander ähnlich im Sinn des Mathematikers.

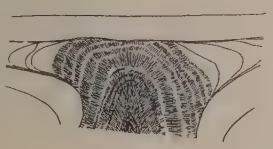

Fig. 3.

Nach der Korallinsodafärbung sieht man oft noch deutlicher als vorher in den Zellwandungen des dritten Komplexes eine zarte radialfaserige Struktur, die an die vieler Sphärokristalle erinnert (Fig. 3).

Zuweilen sieht man in der Spitze der Haare je einen Kanal von wechselnder Länge, dessen Umrisse den Gedanken nahe legen, daß es sich bei seiner Entstehung um zelluloselösende Fermente handeln könnte. Mein Material reichte leider nicht dazu aus, daß ich der Frage hätte näher treten können.

II. Zeitliche Merkmale der Haarentwicklung.

Wir wenden uns nun zur Prüfung der zeitlichen Kennzeichen der Haarentwicklung und im besonderen der Membranentwicklung. Offenbar stehen zwei Wege offen, auf welchen wir uns der Lösung unserer Aufgaben zu nähern versuchen dürfen. Der erste Weg trägt vergleichenden deskriptiven Charakter, der zweite bedient sich des Experiments.

Auf dem ersten Weg schreitend wollen wir versuchen, ein und denselben Sproß und verschiedene Internodien auf ihre Membran zu prüfen und aus dem Alter der Internodien und der sie bedeckenden Haare Schlüsse auf die Geschwindigkeit zu ziehen, mit der sich die Membran der letzteren verändert.

Der experimentelle Weg wird dann gangbar werden, wenn es uns gelingt, lebende Haare, deren Membran noch im Dickenwachstum

begriffen ist, derart zu beeinflussen, daß wir zu der im Experiment gewählten Zeit eine irgendwie gestaltete Marke in das Haar und im besonderen in die Membran eintragen, so daß wir imstande sind zu sagen, welche Schichten seit der experimentellen Behandlung hinzugekommen sind.

a) Vergleichend deskriptiver Teil.

Da alle Haare eines und desselben Internodiums, wie oben erwähnt, gleiche Membrandicke aufweisen, dürfen wir nach der Membrandicke der Haare einer Stengelkante alle Haare desselben Internodiums beurteilen. Praktisch wirkt sich diese Erwägung dahin aus, daß man nacheinander zu verschiedenen Zeitpunkten den Kanten des Internodiums Proben entnehmen und dabei gewiß bleiben darf, stets Haare vor sich zu haben, die zur gleichen Zeit entstanden waren. Auf diese Weise können wir den Membranzuwachs derjenigen Haare feststellen, die im Experiment zunächst noch in ihrem natürlichen Gewebezusammenhang geblieben waren. Wir wollen hiernach versuchen, nach Beziehungen zwischen der Länge wachsender Internodien und der sie bedeckenden Haare bzw. ihrer Membrandicke zu forschen.

Bei der Messung der Membrandicke hielt ich mich stets an die Spitzenfüllung der Haare, indem ich die Entfernung von der Spitze des Haares bis zu der innersten Spitze der jüngsten Zelluloseschicht ermittelte. Es ist technisch nicht möglich, immer die Membrandicken beider Haarspitzen zu messen, da sich immer nur eine von ihnen — die aufgerichtete — deutlich dem Beobachter zu zeigen pflegt, während die der Epidermis aufliegende sich verbirgt. Es werden sich daher meine Messungen im wesentlichen auf die aufgerichtete Spitze beziehen.

Ich gebe für die einzelnen Internodien die Membrandicke der Haarspitzen immer nur als Mittelwert an, der errechnet ist aus jeweils mindestens 20 an Haaren eines Internodiums ausgeführten Messungen. Die Schwankungen bei Haaren eines und desselben Internodiums sind gering. Die Fehlergrenze liegt innerhalb der Messungen an Internodien bis 40 mm bei 10 μ, während sie an älteren Internodien 10—15 μ beträgt.

Rauter (1870) schreibt über die ersten Entwicklungsstadien der Kletterhaare von *Humulus lupulus* folgendes: „Ihr erstes Jugendstadium stellt eine nach obenhin etwas ausgebauchte Oberhautzelle dar (Taf. VII, Fig. 21), welche an zwei diametral entgegengesetzten Punkten, deren Verbindungslinie mit der Längsachse des Tragorganes zusammenfällt, konisch auswächst. Dies geschieht jedoch nicht an beiden Punkten gleichzeitig, sondern, wie aus den Fig. 22 und 23, Taf. VII ersichtlich, am scheitelsichtigen (*e*) konstant früher als am grundsichtigen. Die beiden nächstfolgenden Fig. 24 und 25 zeigen den weiteren Entwicklungsgang. Während sich die nach aufwärts gekehrte Spitze (*e*) bedeutend verlängert hat, ist auch diametral entgegengesetzt die untere 6*f* sichtbar geworden, und wächst so rasch, daß sie in Fig. 26 erstere beinahe schon eingeholt hat.“ Über die uns interessierende Dicke der Membran macht Rauter keine Angaben.

Ich habe an den unmittelbar am Vegetationspunkt gelegenen jüngsten Internodien festzustellen versucht, in welchen von ihnen die Membran ihr Dickenwachstum beginnt.

An Internodien von 3 mm Länge haben die Haare bereits ihr Längenwachstum abgeschlossen, ihre Membrandicke beträgt innerhalb der Haarspitze 3,6—5 μ. Ich konnte nicht erkennen, ob diese Membran schon zwei- oder gar mehrschichtig gewesen wäre. Mißt man die Haare der nachfolgenden Internodien, so findet man erheblich fortgeschrittenes Membrandickenwachstum; eine deutliche Schichtung fehlt aber noch. An Internodien von 10 mm Länge ist die Membrandicke auf durchschnittlich 30 μ gestiegen. Es fällt auf, daß dieser durchschnittliche Wert von 30 μ — mit nur geringen Abweichungen — bei allen Messungen innerhalb der Internodien gilt, die eine Länge bis 40 mm besitzen. An älteren Internodien, deren Länge auf 130 mm steigt, sind die Membranen 45—48 μ dick. Für die Membranen der Haare, die die Internodien von 130—220 mm Länge bedecken, lassen sich so genaue Meßzahlen wie für die jüngeren Internodien nicht mehr angeben, da hier der zweite Abschnitt des Membranverdickungsprozesses begonnen hat, und Kappenbildungen mit Protoplasmaeinschlüssen sich in der Haarspitze öfters wiederholen, so daß genaue Zahlen für die von Membransubstanz erfüllten Strecken des Lumens nicht zu geben sind.

Es läßt sich feststellen, daß die Spitzen, die unter einem größeren Winkel über die Epidermis hinausragen, häufiger solche Störungen innerhalb der membranerfüllten Spitze aufweisen, als die Membranen der unter kleineren Neigungswinkel eingestellten Haare; die Spitzen der letzteren sind meist massiv, d. h. lückenlos von Membransubstanz erfüllt; ihre Membrandicke beträgt nach einer großen Zahl übereinstimmender Messungen nie mehr als 90 μ.

Alle diese Zahlen betreffen nur die noch im Wachstum begriffenen Internodien. Hat ein Internodium sein Längenwachstum abgeschlossen, so ist damit der Membranverdickungsprozeß keineswegs beendet, wird vielmehr gerade jetzt besonders ergiebig. Man kann innerhalb 2 Tagen eine Membransubstanzzunahme von 35 μ messen, so daß die Haare oft membranerfüllte Spitzen von 135—150 μ Länge aufweisen.

Um von dem zeitlichen Verlauf des Internodienwachstums auf den der Haarentwicklung Schlüsse zu ziehen, wollen wir in der Weise verfahren, daß wir die Membranen der Haare eines und desselben Internodiums nach Entnahme mehrerer Proben zu verschiedenen Zeiten messen, oder wir bilden uns durch vergleichende Messungen der von verschiedenen wachsenden Internodien stammenden Haarproben unser Urteil.

Wir hatten für die Beziehungen, die zwischen Haarmembrandicke und Internodienlänge bestehen, folgende Zahlen ermittelt:

Internodienlänge	Membrandicke	Wachstumsdauer
10— 40 mm	35 μ	10 Tage
40—130 „	48 μ	4 „
130—220 „	90 μ	6 „

Verfolgen wir die Zeit, die Internodien und Membranen zum Erreichen der genannten Werte benötigen, so können wir Schlüsse auf die Geschwindigkeit ziehen, mit der das Membranwachstum fortschreitet. Es ist freilich unmöglich, mit allen Einzelheiten Gesetzmäßigkeiten zu nennen, die die zeitlichen Merkmale des Internodienwachstums zum Ausdruck bringen, da die äußeren Bedingungen (Temperatur, Licht u. a.) das Wachstum ebenso wechselvoll wie unkontrollierbar beeinflussen. Für das Wachstum eines Internodiums, das der ersten Periode des Membranwachstums entspricht, sind mindestens 10 Tage erforderlich, von welchen wir die erste Hälfte schätzungsweise für die Zeit von der Anlage des Internodiums am Vegetationspunkt bis zur Erreichung einer Länge von 10 mm, die zweite auf die Zeit in Anrechnung bringen dürfen, während welcher das Internodium von 10 auf 40 mm heranwächst. Die Wachstumskurve steigt dann steil an; für das zweite Intervall (40 bis 130 mm Internodienlänge) sind durchschnittlich 4 Tage notwendig. Das dritte Intervall (130 bis 220 mm Internodienlänge) benötigt durchschnittlich 6 Tage. Mit diesen Zeitwerten ergänzen wir in der umstehenden Tabelle die früher schon mitgeteilten Zahlen.

Gesetzt den Fall, daß in jeder der drei Phasen ihrer Entwicklung die Membran mit gleichbleibender Schnelligkeit ihr Dickenwachstum betätigt, könnte man folgern, daß in dem ersten Intervall täglich eine 3,5 μ dicke Membranspitze gebildet wird, in dem zweiten täglich 3,3 μ und im dritten 7 μ Haarspitzenfüllung entsteht.

Dem ist freilich nicht so. Das Dickenwachstum der Haare und die Ablagerung neuer Membranlamellen ist offenbar kein mit gleichbleibender Schnelligkeit und täglicher Betätigung fortschreitender Prozeß. Vergleichen wir die Haare, die an einer Kante des Stengels stehen, auf ihre Membrandicke, so stellt sich heraus, daß die Dickenzunahme der Haarmembranen überall den gleichen Grad aufweist. Untersuchen wir einige Tage später die zweite Probe desselben Internodiums, so finden wir die Haare und ihre Membranen zuweilen in gleichem Grade fortgeschritten wieder vor; in anderen Teilen aber stellt sich heraus, daß die Haare keine weitere Entwicklung erfahren haben, obwohl die Internodien ihr Längenwachstum

fortgesetzt haben. Wir müssen also folgern, daß das Membranwachstum unbeschadet aller zeitlichen Beziehungen, die zwischen der Länge der Internodien und der Dicke der Membranen bestehen, von anderen Gesetzen bestimmt wird, als von der Längenzunahme der Internodien. Wir folgern weiter, daß in der Entwicklung der Haare und ihrer Membranen Perioden des Wachstums und solche der Ruhe miteinander wechseln oder zum mindesten Perioden regen Dickenwachstums mit solchen eines stark verlangsamten. Weiterhin geht aus dem Gesagten hervor, daß in Perioden der Tätigkeit bzw. der gesteigerten Tätigkeit, in welchen zahlreiche Schichten entstehen können, für die Zeiteinheit eine sehr viel größere Wachstumstätigkeit anzunehmen ist, als bei den früher mitgeteilten Betrachtungen nahelag.

So wertvoll uns die Ermittlung der zwischen Internodienwachstum und Membranverdickung bestehenden zeitlichen Beziehungen auch sein mag, so darf andererseits die Bindung, die zwischen diesen und jenen Phänomenen besteht, nicht überschätzt werden. Wir hörten bereits, daß in den späteren Phasen der Haarentwicklung solche Beziehungen überhaupt nicht mehr erkannt werden können: Von den drei Perioden der Haarentwicklung, von welchen oben die Rede war, fallen nur die erste und ein Teil der zweiten zeitlich in den Bereich des Internodienwachstums. — Oder mit anderen Worten: Die zweite Phase des Membranwachstums vollendet sich erst am ausgewachsenen Internodium, und die dritte wird an diesem in Angriff genommen. Zeitliche Angaben über den Verlauf dieser späteren Phase vermag ich nicht zu geben, darf aber die Vermutung aussprechen, daß diese späten Phasen mehrere oder viele Tage in Anspruch nehmen.

b) Experimenteller Teil.

Die Aufgabe, in wachsende Zellen und insbesondere in ihre Membranen eine irgendwie geartete Marke einzutragen, nach der sich das Maß des Membranzuwachses mit Sicherheit beurteilen läßt, ist bereits von zwei Forschern in hervorragender Weise gelöst worden.

Noll (1887), der durch seine Studien an *Caulerpa*, *Bryopsis* und *Derbesia*-Arten einen sicheren Beweis für die Appositionstheorie geliefert hat, gelang es durch Färbemethoden eine genaue Scheidung der Schichten vorzunehmen, die zu Beginn seines Versuches vorhanden waren, und denjenigen, die innerhalb der von ihm gewählten Versuchsdauer neu hinzugekommen sind. Er brachte seine Versuchsobjekte wenige Sekunden in eine Seewasser-Ferrozyankaliumlösung, anschließend $1^1/_2$ bis 2 Sekunden in eine Seewasser-Eisenchloridlösung und erzeugte so eine Einlagerung von Berlinerblau in die Zellwände. Die so gefärbten Membranteile verloren ihre Farbe schon nach 3—6 Stunden, ohne daß sich durch die Färbung irgend-

welche Störungen auf die Gestaltsvorgänge erkennen ließen. Nach 37 Tagen nahm Noll seine Versuchspflanzen aus dem Seewasser, befreite sie zunächst in 70% Alkohol von dem Chlorophyll und fällte dann das Berlinerblau mittels saurer Ferrozyankaliumlösung. Alle neu hinzugekommenen Membrananteile waren farblos, während die ursprünglichen eine deutliche blaue Färbung besaßen.

Leider machte Noll keine Angaben über die Anzahl der in dieser Versuchszeit gebildeten Schichten. Wenn man seine Abbildungen befragt und im besonderen Fig. 4 auf die Anzahl der neugebildeten Schichten prüft, so wären hier — wenn diese Zeichnung nicht schematisiert ist — innerhalb 37 Tagen fünf neue Schichten gebildet worden.

Auf einem anderen Wege gelang es Klebs (1888), die in verschiedenen Perioden des Zellenlebens gebildeten Membranschichten unterscheidbar zu machen. Er brachte seine Versuchsobjekte in ein Plasmolytikum, in dem die Kulturen noch längere Zeit am Leben zu erhalten waren.

Seiner Arbeit lassen sich verschiedene Angaben über die Schnelligkeit der Membranbildung entnehmen. Die Zeit, die die verschiedenen Pflanzen zur Neubildung einer Membranschicht in derselben Lösung (10% Glukose) benötigen, ist sehr verschieden und scheint von spezifischen Eigentümlichkeiten abzuhängen. Am schnellsten — bisweilen schon innerhalb der ersten Stunde — bildet *Vaucheria* in dieser Lösung eine neue Zellhaut, *Conferva* sp. und Prothallienzellen von *Gymnogramme* brauchen 1—2 Tage, *Zygnema* benötigt 3—4 Tage. Wechselnd und unregelmäßig verhalten sich *Spirogyra*-Arten. 8—10 Tage währt es bei *Funaria* und *Helodea*.

Die neugebildeten Zellhäute traten in Zuckerkulturen sehr viel schärfer und deutlicher hervor, wenn man ihr etwas Kongorot zufügte (etwa 0,01%). Dieser Farbstoff wurde lebhaft von den Zellhäuten aufgenommen, ohne daß sich merkliche Störungen im Membranverdickungsprozeß abspielten. Die Einlagerung von Kongorot machte sich nur insofern geltend, als das Längenwachstum der Zellen beschränkt, bzw. vollständig verhindert wurde.

Nolls Methode meiner Fragestellung dienstbar zu machen, schien wenig aussichtsreich, da mein Objekt sehr viel empfindlicher ist, als diejenigen, die sich Noll zu seinen Versuchen gewählt hatte. Eine ganz schwache Ferrozyankaliumlösung brachte die *Humulus*-Haare schon nach kurzer Zeit zum Absterben, so daß eine Berlinerblau-Färbung der Membranen lebender Haarzellen unmöglich wurde. Die Anwendung anderer Farbstoffe, wie sie Noll vergeblich zum Färben der Zellmembranen von Holz, Sklerenchym und Hartbast angewandt hatte, brachte auch bei Hopfenhaaren keinerlei brauchbare Resultate.

Auch die von Klebs angewandte Kongorotlösung eignet sich für meine Zwecke nicht. Konzentrierte Lösungen brachten die Zellen schon in wenigen Stunden zum Absterben, verdünnte Lösungen hatten auf die Membran keine färberische Wirkung. Ich wiederholte diese Versuche mehrmals, indem ich jüngere und ältere Internodien in die Farbstofflösungen eintauchte oder abgeschnittene Stengelstücke längere Zeit in die Farbstofflösung stellte. Diese Stengelstücke lebten mitunter mehrere Tage weiter, es ließ sich auch eine Membranverdickung feststellen, jedoch blieb eine Membranfärbung aus.

Nach diesen ergebnislosen Bemühungen versuchte ich, durch plötzlichen Wechsel der Außenbedingungen den Fortgang des Membrandickenwachstums zu beeinflussen. Die Änderung der Bedingungen mußte schonend genug sein, um das Membranwachstum nicht zum Stillstand kommen zu lassen; sie mußte energisch genug wirken, daß

die nach den Eingriffen gebildeten Lamellen irgendwie von der früheren sich unterschieden.

Das gewünschte Ziel zu erreichen gelang auf zwei verschiedenen Wegen, — — durch Änderung der auf die Haarentwicklung wirkenden Korrelationen und durch Änderung der Umweltbedingungen.

α) Änderung der korrelativen Beeinflussungen.

Es ist bekannt, daß sich das Wachstum von Membranen auf verschiedenem Wege korrelativ beeinflussen läßt; so wie Dekapitation eines Sproßsystems die Entwicklung seiner Organe in andere Bahnen lenkt, so auch die Entwicklung bestimmter Gewebeformen (Küster 1925, S. 485).

Ich versuchte an *Humulus*-Sprossen durch Dekapitation für die am Stumpf des Objektes stehenden Haare Bedingungen zu schaffen, welche in dem Fortgang des Membrandickenwachstums sich irgendwie auswirken konnten. Wie zu erwarten, zeigte sich, daß dieser Eingriff am vorteilhaftesten an noch jungen Internodien auszuführen ist, d. h. zu dem Zeitpunkt, an dem die den Stengel bedeckenden Haare noch im ersten Stadium ihres Membranverdickungsprozesses stehen.

Nachdem ich mich vor den Dekapitationsversuchen stets davon überzeugt hatte, daß keinerlei unbeabsichtigte Störungen die Membranbildung vor dem Experiment beeinflußt hatten, überließ ich nach dem Eingriff die Sprosse mehrere Tage ihrem Schicksal. Es zeigte sich, daß die unterhalb der Wunde liegenden Internodien sehr stark in die Länge wuchsen, nur das oberste, verstümmelte ließ in den folgenden Tagen höchstens eine Längenzunahme bis zu 10 mm feststellen. In demselben Internodium zeigten sich die Haare nahe der Schnittfläche abgestorben, während die wenige Millimeter tiefer stehenden am Leben geblieben waren und ihr Membrandickenwachstum fortgesetzt hatten.

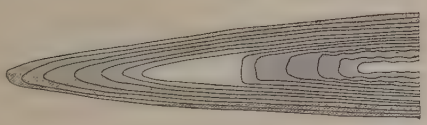

Fig. 4.

War es möglich den neuen Membranzuwachs zu erkennen? In nahezu 80% aller Fälle war eine Beeinflussung der Membranbildung erkennbar, in der Art, wie es die Fig. 4 zeigt. Nach regelmäßiger Bildung von Membranschichten, wie ich sie für den ersten Schichtenkomplex beschrieben habe, wird infolge der Operation und unmittelbar nach ihr in den Haarmembranen eine große Lücke, d. h. ein ansehnlich großer, kegelähnlicher von totem Protoplasma erfüllter Raum sichtbar. Bleiben experimentelle Eingriffe aus, so entsteht auch diese Lücke nicht.

Sie soll uns weiterhin als Marke dienen, mit deren Hilfe wir an die Lösung der Frage nach den zeitlichen Eigenschaften des Membranbildungsprozesses herantreten dürfen.

Ich schildere einen Fall als Beispiel für viele. In der auf Fig. 4 dargestellten Haarspitze betrug die Membrandicke vor dem Eingriff — gemessen an den Haaren einer Stengelkante — 33 μ; die Schichtenzahl ungefähr 5—7. Am 2. Mai schnitt ich die Sproßspitze ab. Am 6. Tage wurden an dem obersten Internodium die neu hinzugekommenen Membranmassen der Haare gemessen. Das Bild der Haarzelle hat sich in folgender Weise verändert: Zwischen den alten und neuen Lamellen lag eine 14,4 μ große Lücke; außerdem unterschieden sich die alten von den neu hinzugekommenen Lamellen hinsichtlich ihrer Form. Während nämlich die ursprünglichen gradlinig aufeinander geschichtet lagen und ihre Spitzenanteile sich regelmäßig ineinander schachtelten, zeichneten sich die neuen Schichten durch eine wellige Form aus. Diese neuen Schichten gaben dem sonst gradlinig umgrenzten Lumen einen neuen, undulierten Umriß. Die Spitzenanteile sind unregelmäßig dick und an der Spitze stumpf gerundet. Die neugebildeten Lamellen sind wegen ihrer abweichenden Form leichter zu zählen als die normaler Haare. Während der 6tägigen Versuchsdauer erreicht die neu hinzugekommene Membranmasse eine Dicke von 30 μ mit 6 deutlich abzählbaren Schichten.

Diese Methode läßt uns zwar erkennen, wieviel Membransubstanz in einer bestimmten Zeit gebildet wird, jedoch sind wir auch hier nicht imstande das Zeitintervall anzugeben, in dem die neu gebildeten Membranlamellen entstanden sind. Es ist nach dem oben mitgeteilten Messungen nicht anzunehmen, daß zur Entstehung der neuen Schichten eine Zeit notwendig ist, die der Versuchsdauer gleich ist; vielmehr ist zu schließen, daß die Bildung der neu hinzugekommenen Lamellen in kürzerer Zeit vor sich gegangen ist. Eine Abänderung des Versuches in der Richtung, daß ich kürzere Zeiten (1—2 Tage) wählte, führte zu keinem eindeutigen Resultat. Man findet wohl eine Lücke in der Membran; meßbare neue Membranmasse ist aber noch nicht vorhanden. Bei einer 5tägigen Versuchszeit konnte ich in zwei Fällen ebensoviel Lamellen wie bei dem oben beschriebenen Versuch, nach 6 Tagen in einem Fall sogar 10 neue Lamellen zählen. Den Verlauf des Membranverdickungsprozesses an einem dekapitierten Internodium unter wiederholter Entnahme von Haarproben zu untersuchen, scheiterte daran, daß durch wiederholtes Trauma der Verdickungsprozeß immer wieder durch die Verwundung gestört wurde und wiederholt kleine „Luken“ entstanden.

Ich erwähne hier noch eine weitere Versuchsanordnung, der ich freilich nicht so viel Untersuchungen widmete, weil sie sich weniger zu bewähren schien als die soeben behandelten. — Bei der Untersuchung abgeschnittener Sproßspitzen, die ich 6—8 Tage in Leitungswasser stellte, war bei fast allen Internodien eine geringe Längenzunahme zu messen. Innerhalb der Schichten der Haarmembranen war eine deutliche Differenzierung alter und neuer Membrananteile zu erkennen. Die ursprünglichen Schichten, die unter normalen Verhältnissen entstanden waren, zeigten auf dem optischen Längsschnitt regelmäßige, geradlinige Umgrenzung. Dadurch daß der Sproßspitze veränderte Lebensbedingungen gegeben worden waren, hat man die Membranbildung insofern gestört, als jetzt wieder nicht mehr normale, geradlinige Schichten gebildet wurden; vielmehr zeigen sämtliche neuen Schichten wellige Struktur. Die in Wasser gestellten Sprosse bleiben 6—8 Tage im Laboratorium am Leben; während dieser Zeit war an Internodien von 80—120 mm Länge eine Membranzunahme von 40—45 μ häufig zu messen. Das Abzählen der neuen Membranschichten in den Haaren solcher Internodien ist bedeutend schwieriger als an den oben beschriebenen Haarzellen, die an noch wachsenden Sproßstümpfen sitzen.

Welche Faktoren es bewirken, daß nur an manchen Internodien die Haare ihre Membranen verdicken, an anderen Internodien solche Erscheinungen ausbleiben, vermag ich nicht zu sagen.

b) Tauch- und Badeversuche.

Weitaus größer war die Zahl der Versuche, zu der mich eine andere Methode anregte. Die gewünschten Veränderungen wurden bei dieser dadurch erreicht, daß ich wachsende Sproßspitzen in Wasser oder wässerige Lösungen verschiedener Stoffe tauchte und nach einigen Tagen das Schicksal der Haare erforschte.

Es ist bekannt, daß submerses Wachstum bei vielen Pflanzen die Entwicklung der Membranen im Sinne einer Hypoplasie unvollkommen bleiben läßt (Küster 1925, S. 254). Vermutlich ist verminderte Transpiration bei diesen Hemmungen stark wirksam. Da meine Versuche um so aufschlußreicher zu werden versprachen, je weniger das Bad das Dickenwachstum der Haarmembranen aufhält, und sogar zu wünschen war, das Wachstum der Membran noch zu fördern, verwandte ich namentlich Zuckerlösungen von verschiedener Konzentration in der Hoffnung, durch die künstliche Kohlenstoffernährung die Zelluloseproduktion der Membranen steigern zu können.

Die Versuche konnten in der Weise durchgeführt werden, daß entweder die Sproßspitzen der älteren Internodien in eine hypotonische Zuckerlösung gebracht wurden und in dieser mehrere Stunden oder Tage untergetaucht der Einwirkung der Zuckerlösung überlassen blieben. Am geeignetsten erwies sich eine 4—8%ige Rohrzuckerlösung. Die untergetauchten Internodien setzen ihr Wachstum ungestört fort. Bei längerer Badezeit wird die Längenzunahme immer geringer, bis sie

schließlich gänzlich zum Stillstand kommt. Die gebadeten Internodien sind dann nicht mehr imstande ihr Wachstum unter normalen Bedingungen wieder aufzunehmen.

Die angeführte Behandlungsweise hat tiefgreifenden Einfluß auf die Bildung der Membran. Ihr Dickenwachstum wird nach der Behandlung nicht nur fortgesetzt, sondern oftmals sogar in verstärktem Maße betätigt. Die experimentellen Eingriffe bedeuten im allgemeinen eine Schädigung der Zelle, und eine solche wirkt sich an den obersten Teilchen des spitz zulaufenden Lumens am frühesten aus; dieselbe Schädigung schreitet aber mit meßbarer Schnelligkeit vorwärts und zieht auch die von der Spitze ansehnlich weit entfernten Anteile des Zellenleibes in Mitleidenschaft.

Einige Stunden nach dem Eingriff — mitunter schon nach 6—8 Tagesstunden — bildet das Protoplasma eine neue Membranlamelle. Diese umgibt aber den Protoplasten nicht mehr ringsum, sondern gleicht einer oben offenen zylindrischen oder sehr spitz kegelförmigen Röhre, so daß der Protoplast in der äußersten Spitze von einer anderen Lamelle umhüllt wird, als in der etwas tiefer gelegenen Zone, und zwar dort von einer älteren, hier von einer jüngeren Lamelle. Diese Lamelle unterscheidet sich auch durch ihr Lichtbrechungsvermögen und die Dicke, die sie erreichen kann, deutlich von den älteren. Es bleibt dabei fraglich, warum der oberste Spitzenanteil des Protoplasten an der Bildung der Membran sich nicht beteiligt haben mag — es ist anzunehmen, daß an dieser äußersten Spitze das Protoplasma bereits abgestorben ist. Diese Nekrose schreitet offenbar weiter vor: in einiger Entfernung von dem oberen Saum der zuerst gebildeten Lamelle findet sich eine weitere, die ebenfalls unvollkommen und in Gestalt einer oben offenen, noch kürzeren Röhre sich entwickelt. Von solchen ineinandergeschalteten Lamellen lassen sich mehrere abzählen.

Um von der Mannigfaltigkeit der Wirkungen unserer Tauchmethode eine Vorstellung zu geben, beschreiben wir im folgenden einige ausgewählte Fälle.

Das in Fig. 5 dargestellte Haar ist einem Internodium von 65 mm Länge entnommen. Seine durchschnittliche Membrandicke betrug 42 μ. Nach 47 Stunden (4% Rohrzuckerlösung) war das Internodium 85 mm lang geworden. Der Spitzenabstand von der jüngsten, zu Beginn des Experimentes vorhandenen Schicht bis zur jüngsten, nach der Versuchszeit neu hinzugekommenen Schichten maß 80 μ. Die neuen Schichten sind deutlich abzählbar und unterscheiden sich von den früher gebildeten dadurch, daß sie nach den Haarspitzen zu offen sind. Ihre Zahl betrug 6; an anderen Haaren desselben Internodiums ließen sich mitunter mehr als 6 (höchstens jedoch 8), mitunter weniger (niemals weniger als 3) neue Schichten zählen. Die Entfernung, gemessen von der äußersten Spitze an der neuen Lamelle, bis zu dem Punkt, an dem die nächstfolgende Lamelle ansetzt, blieb ungefähr dieselbe.

Wir stellen diesen Fall deswegen als den einfachsten an die Spitze unserer Beispielsreihe, weil bei ihm der Habitus der verdickten Membran dem der normalen Haare ähnlich bleibt; der in Fig. 5 veranschaulichte Typus der gebadeten Haare unterscheidet sich von dem normalen gleichwohl morphologisch und entwicklungsgeschichtlich in mehr als einer Beziehung: nicht nur durch die oben ungeschlossenen Lamellen, sondern auch durch die schnelle Folge, in der sie gebildet worden sind.

Wenn ich die neugebildeten Lamellen als oben offenbleibende Röhren oder Spitzkegel beschrieben habe, so geschah es deswegen, weil weder an frischen, noch an gefärbtem Material die der Oberfläche des Haares parallel verlaufenden Lamellen und Lamellengrenzen an der Spitze des Lumens sichtbar sind; die Frage muß offen bleiben, was für ein Material nun eigentlich die Spitze des Lumens füllt. Ist es abgestorbenes Plasma, das zu einer wasserreichen, membranähnlichen Materie geworden ist? Oder haben wir von einer Schicht einer besonders schwach lichtbrechenden Form eines Zellwandstoffes zu sprechen? Die Pathologie der Zellwand ist ein noch so wenig geklärtes Kapitel der Zellenlehre, daß wir die hier angeschnittenen Fragen nicht zu entscheiden imstande sind. Wir werden später auf ähnliche zurückkommen und auf Fälle stoßen, in welchen das chemische Schicksal der das Lumen füllenden Masse klarer zu sein scheint.

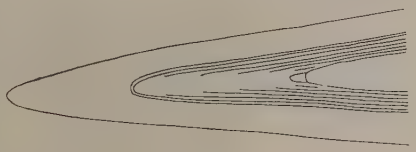

Fig. 5.

Wir kommen nunmehr auf die Morphologie der Haare zurück. Viele Mannigfaltigkeiten in der Ausbildung neuer Membranschichten kommen dadurch zustande, daß die neuen Lamellen bzw. ihre deutlich sichtbaren, scharf umgrenzten Anteile an ihren apikalen Enden nicht spitz zulaufen, sondern gerade an ihrem oberen Ende besondere Dicke erreichen, oder gürtelförmige Verdickungen das Lumen der Haarzelle einschnüren. Besonders an Internodien, deren Länge 10—40 mm beträgt, kam die nachfolgend geschilderte Membranbildung wiederholt zur Beachtung. In einem Abstand von 30—45 μ folgt auf die älteren, vor dem Versuch bereits gebildeten Lamellen ein ungefähr 50 μ langer Rest eingekapselten Protoplasmas, der von dem lebendigen Zellenleib durch eine kräftige Wandlamelle getrennt wird; diese reicht, wie Fig. 6 zeigt, keineswegs bis an die Spitze der Haarmembran hinauf, sondern entwickelt sich unterhalb des abgestorbenen Restes und hat fast unterhalb dieses einen breiten Verdickungsring von 27—30 μ Länge gebildet. Diese Lamelle verdickt ihren Ring, bis schließlich das Lumen durchtrennt wird. Die Profilansicht solcher Ringe wechselt; in unserem Fall Fig. 6 ist sie dadurch ausgezeichnet, daß der ringförmige Wulst auf dem optischen Längsschnitt schwach eingedellt ist, so daß bei einem fortgesetzten Dickenwachstum ein zweiter kleiner Rest von Protoplasma eingekapselt wird. In der oberen, etwa 50 μ langen Kammer liegen tote Protoplasmareste. Zuweilen sind sie fast fettartig stark lichtbrechend; in der Mehrzahl der Fälle ist die Masse fein gekörnt und schwach lichtbrechend. Daß manch-

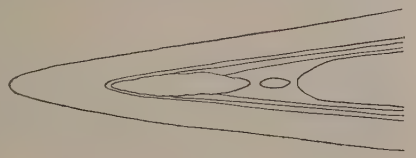

Fig. 6.

mal sogar noch Leben in den abgetrennten Massen sein kann, erschließen wir aus den Fällen, in welchen die abgekapselten Plasmaballen wenigstens an dem basalen Ende noch einige Zellwandlamellen bilden, die kappenartig über dem oben erwähnten Membranring liegen. Mannigfaltiger ist das Schicksal des großen unteren, mit reichlichen Mengen lebenden Plasmas erfüllten Teils des Lumens.

Sehr zierliche Profile entstehen, wenn so viele Lamellen während des Badeversuches sich bilden, wie Fig. 7 zeigt, sämtliche Lamellen aber nach oben sich verdicken und mit dieser verdickten Zone jäh ihr Ende finden; dann bekommt das Lumen ein sonderbar, treppenähnlich abgestuftes Aussehen, das dem Mikroskopiker bei der Abzählung der Schichten oft dienlich ist.

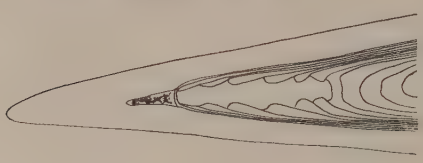

Fig. 7.

Sehr reichlich kombinieren sich Stufenbilder dieser Art mit den ringförmigen Verdickungen, welche Fig. 7 erläutern soll, bei denen fortschreitendes Dickenwachstum das Lumen einschnürte. Einen Fall dieser Art stellt Fig. 8 dar. Durch die verdickten Zonen wird das in der Haarspitze verlaufende Lumen wiederholt eingeschnürt.

Eine Rückkehr zu normalen Verhältnissen oder eine Annäherung an solche bedeutet es, wenn das Protoplasma des gebadeten Haares nach Bildung der beschriebenen Lamellen wieder „Kappen" bildet, wie die in Fig. 8 eingetragenen, oben geschlossenen, überall deutlich wahrnehmbaren Lamellen.

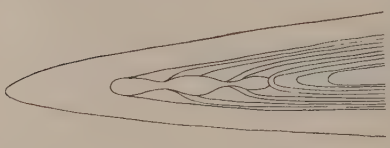

Fig. 8.

Fig. 9 zeigt grundsätzlich dasselbe; in den Proportionen weichen die hier dargestellten Lamellen von den früher gezeigten wesentlich ab. Unser besonderes Interesse gewinnt der Fall dadurch, daß in dem Haar zwei Lamellen gebildet werden, die keinerlei Schichtendifferenzierungen zwischen sich erkennen lassen, so daß wir aus ihrer treppenförmigen Abstufung auf das Vorhandensein von zwei Lamellen schließen. Nach allem, was wir über die Bildung der treppenförmig gestuften Lamellen ermittelt haben, dürfen wir mit Sicherheit annehmen, daß zuerst Lamelle 1, später die nicht so weit hinaufreichende Lamelle 2 gebildet worden ist. Die von uns zwischen beiden eingetragene Trennungslinie entspricht dieser Annahme, aber nicht den wahrnehmbaren Strukturen. Vielleicht ließe sich durch besondere Methoden (Correns' Versilberungsmethode) in ihr eine Differenzierung sichtbar machen.

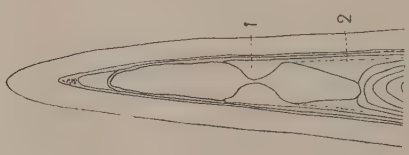

Fig. 9.

An älteren Haaren, die Internodien angehören, deren Wachstum zu Beginn der Badezeit nur noch geringe Längenzunahme erfuhr oder bereits abgeschlossen war, konnten nach kurzen Versuchszeiten oft viele neue Schichten gezählt werden.

Fig. 10 zeigt ein Haar aus einem 190 mm langen, 26 Stunden in 4% Rohrzuckerlösung gebadeten Internodium; die Wirkung der Rohrzuckerlösung auf das Haar wurde erst 23 Stunden später untersucht. Die vor dem Versuch entstandene Membranmasse war 84 μ, die neu hinzugekommene 76 μ mächtig.

Ich nehme nach den aus vorangegangenen Versuchen gewonnenen Erfahrungen an, daß die fünf zuletzt gebildeten Schichten während der Versuchszeit von 49 Stunden vom Beginn des Bades bis zum Zeitpunkt der Untersuchung gerechnet, entstanden sind.

Dieselbe Fig. 10 zeigt uns gleichzeitig, daß ähnliche Störungen, wie bei den Badeversuchen, auch ohne solche gelegentlich bemerkt werden können. In der Füllung des Spitzenanteils der Haare, die wie die stoffliche Beschaffenheit und das Lichtbrechungsvermögen ihrer Lamellen zeigen, vor Beginn des Versuches bereits vorlag, sehen wir einen kleinen Rest toten eingekapselten Protoplasmas, der oben die Membrankappe gebildet hat und nicht viel tiefer eine von denjenigen Schichten, die wir vorhin als offen und treppenartig gestuft bezeichnet und in unseren Versuchen so reichhaltig gefunden haben.

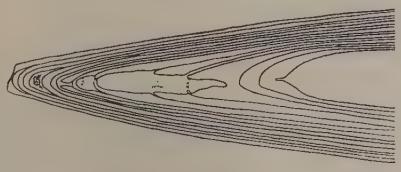

Fig. 10.

Ich habe stets meine Aufmerksamkeit auf die Frage gelenkt, ob die Bademethode auf den lebendigen Protoplasten der Haarzelle irgendwelchen unmittelbar erkennbaren Einfluß haben könnte. Das einzige, was ich zu diesem Punkte zu bemerken habe, ist, daß mir nach dem Zuckerbad der Protoplast zuweilen besonders mächtig entwickelt zu sein schien.

III. Zusammenfassung und Diskussion der Ergebnisse.

1. Die Entwicklungsdauer der Haare von *Humulus lupulus* beträgt mehrere — etwa fünf — Wochen. Das Wachstum beginnt sehr bald nach der Ausdifferenzierung von Blättern am Vegetationspunkt und findet sein Ende erst, nachdem die Sprosse ihr Wachstum im Sommer endgültig eingestellt haben. Das Größenwachstum der Haare beansprucht nur wenige Tage; ihr Dickenwachstum währt ungefähr so lange wie das Leben der Haare. — Das Längenwachstum der Internodien dauert ungefähr 20 Tage.

Auch von anderen Haarformen ist bekannt, daß nicht nur ihre Lebensdauer, sondern auch die Zeit ihrer Stoffproduktion sehr lange währen kann. Middendorff (1927) stellte fest, daß Drüsenhaare von *Primula* 5—6 Tage zu ihrer Entwicklung benötigen und 22—40 Tage mit Sekretbildung sich betätigen können. Als Haare, welche ein hohes Alter erreichen können, nennt Molisch (1929, 87) die Brennhaare der Nesseln, die mit Gerbsäure ausgestatteten Haare, die harzliefernden und die als Hydathoden funktionierenden.

2. Die Membran der *Humulus*-Haare erreicht — gemessen in der Mitte der Außenflanke — eine Dicke von 150—200 μ.

Zu verschiedenen Zeiten der Entwicklung hat die Haarmembran verschiedene Qualitäten; wir unterscheiden eine erste Periode, die durch die Produktion gleichmäßiger, ungefähr gleichdicker Zelluloselamellen charakterisiert ist. Ihr folgt eine zweite Periode, die durch Kappenbildung im Lumen der beiden Haarschenkel gekennzeichnet ist; für die dritte Periode ist die Bildung beträchtlicher Kalloseschichten charakteristisch. Die verschiedenen Schichten der Membran unterscheiden sich voneinander wie durch ihren chemischen Charakter, so auch durch ihre physikalischen Verhältnisse. Der hohe Quellungskoeffizient, durch welchen sich die innerste Lamelle des zweiten Schichtenkomplexes auszeichnet, bewirkt Faltungsbilder, welche, wie bei Holz- und Bastfasern und anderen dickwandigen Elementen, das Lumen durch wulstige Vorsprünge deformieren (Dippel 1878).

3. Es läßt sich wahrscheinlich machen, daß die Haare ihr Dickenwachstum nicht mit gleichbleibender Schnelligkeit betätigen, sondern daß Phasen lebhaften Dickenwachstums mit solchen trägeren Dickenwachstums oder mit Unterbrechungen im Dickenwachstum wechseln.

4. Durch Dekapitation wachsender Sprosse gelang es, das Wachstum der Haare in andere Bahnen zu lenken. In die Membran des Haares markiert sich zur Zeit des Eingriffs ein leicht erkennbares Zeichen ein, indem zwischen den bereits vorliegenden und den nach dem Versuch gebildeten eine Lücke entsteht.

5. Taucht man Sproßspitzen in 4—8%ige Rohrzuckerlösung, so treten Anomalien in der Ausbildung der nächstfolgenden Lamellen auf. Bemerkenswert erscheint, daß submerse Haare ihr Dickenwachstum keineswegs einstellen, sondern sogar besonders lebhaft betätigen können. Eine Schädigung des Zellinhaltes ist gleichwohl unverkennbar, insofern als das Protoplasma in den äußersten Spitzen des Lumens gar nicht mehr oder nur ganz wenig an der Membranproduktion teilnimmt.

6. Oft entstehen unter dem Einfluß des Bades Lamellen, die in den beiden Spitzen des Lumens offen bleiben, d. h. in diesen Spitzen ihre scharfe Umgrenzung verlieren, so daß nicht entschieden werden kann, ob die das Lumen an diesen Stellen füllende Masse als totes Plasma oder als eine besonders wasserreiche und schwach lichtbrechende Zellwandsubstanz anzusprechen ist.

7. In anderen Fällen stirbt das Protoplasma in den Spitzen des Lumens ab; der lebendgebliebene Teil bildet eine Membrankappe, die ihn von dem toten Rest trennt. Dieser Vorgang — Nekrose und Kappenbildung — kann sich in ein und demselben Haarschenkel

mehrfach wiederholen, so daß bei *Humulus*-Haaren im kleinen sich dieselben Vorgänge einer periodischen Nekrose und rhythmischen Kappenbildung erkennen lassen, wie sie im großen an den Schläuchen von *Bryopsis* und anderen ähnlichen Objekten beobachtet worden sind (Küster 1929, 98, 99).

Wenn bei den *Humulus*-Haaren die neu entstehenden Zellwandmassen bald als zusammenhängende Lamellen entstehen, welche den ganzen Protoplasten umhüllen, bald als Kappen nur in den äußersten Spitzen entwickelt werden, so haben wir es mit denselben Mannigfaltigkeiten zu tun, welche Krabbe (1887, Taf. XV) für Bastfasern beschrieben hat.

Daß von stark verdickten Membranen in späteren Phasen der Entwicklung wieder irgendwelche Teile durch Lösung abgetragen werden können, ist von vielen Beispielen her bekannt (Schellenberg, Reinitzer 1897 u. a.). Ähnliches scheint auch bei stark verdickten *Humulus*-Haaren vorzukommen. Gewisse Deformationen und Verlängerungen in die äußerste Spitze des Haares hinein legen den Gedanken nahe, daß sie durch Lösungserscheinungen zustande kommen.

8. Die Membranlamellen, welche die *Humulus*-Haare nach dem Bad bilden, keilen sich nicht immer nach der Spitze zu aus, sondern zeigen an ihren apikalen Enden oftmals eine sehr reichliche Anhäufung ihrer Substanz; in vielen Fällen sieht man treppenförmig abgestufte Lamellen in beträchtlicher Zahl aufeinanderfolgen, oder es entstehen oben unmittelbar vor dem offenen Ende der neuen Lamellen ringförmige Membranwülste von verschiedenen Profilen, durch welche das Lumen des Haares verengt, schließlich durchgeschnürt werden kann. Ringförmige Verdickungen sind aus der normalen wie aus der pathologischen Anatomie für viele Pflanzen längst bekannt (Küster 1925, 372, 457), auch für Haarzellen; ich erinnere an die oft zitierten Befunde Haberlandts (1887, 89) an den Haaren von *Sicyos*. Bei den Haaren von *Humulus* sind wir in der Lage, durch willkürlich angewandte Außenweltsbedingungen die Bildung ringförmiger Membranverdickungen zu veranlassen. Es ist die Frage, ob in allen Fällen eine solche Membrangürtelbildung die Folge des Todes ist, dem die in der äußersten Spitze liegenden Plasmaanteile anheimfallen, oder ob apikale Anteile des Protoplasten erst dadurch, daß ein Membranring entsteht und sich schließt, der Nekrose anheimfallen. Sicher ist, daß durch den in Rede stehenden Membrangürtel ein noch lebendiger Zellinhalt zerlegt werden kann.

9. Wenn durch ringförmige Membranverdickung das Lumen des Haares und mit ihm der Protoplast in zwei Kammern und Teile zerlegt werden, so ist es der kleine apikale, welcher bei der Durchschnürung der Zelle ohne Kern ausgeht. Es kann nicht wundernehmen, daß auch der kernlose gelegentlich noch zu Membranbildung befähigt ist, nachdem gerade an Haaren (Palla 1890, 1906) die Umhäutung kernloser Plasmaportionen wiederholt beobachtet worden ist.

10. Selbst benachbarte Haare eines und desselben Internodiums verhalten sich hinsichtlich ihrer Membranbildung auffallend verschieden, qualitativ und quantitativ. Welche Umstände in den Außenweltbedingungen dafür verantwortlich zu machen sind, bleibt unklar.

11. Der Vorgang der Membranverdickung ist bei den *Humulus*-Haaren periodisch. Wird dieser Rhythmus von Außenweltbedingungen induziert? Oder haben wir in ihm eine Wirkung innerer Faktoren zu sehen? Unsere Versuche geben insofern einige Beiträge zum kausalen Verständnis der Membranlamellenbildung, als sich die Zeit feststellen ließ, welche zur Bildung neuer Lamellen erforderlich ist. In 24 Stunden können bis zu sieben Schichten gebildet werden. Daraus geht zunächst hervor, daß der Wechsel zwischen Tag und Nacht keine Voraussetzung für die Entstehung der periodisch gebauten *Humulus*-Haare ist. Ebensowenig darf angenommen werden, daß der Wechsel meteorologischer Faktoren eine maßgebende Rolle spielt. Während der Zeit, in welcher das Protoplasma der *Humulus*-Haare fünf oder sechs oder noch mehr Schichten bildete, befanden sich die Haare in einem Zuckerlösungsbad, und es darf angenommen werden, daß gerade für die submerse Zellwandbildung die Außenweltbedingungen so konstant geblieben sein dürften, wie unter normalen Bedingungen sie für die Haare nur ausnahmsweise sind. Andererseits verdient die Feststellung unser Interesse, daß bei Anwendung derselben experimentelle Mittel die Haare beträchtlich dicke Zellwandschichten ausbilden können, in welchen keine Schichtung erkennbar wurde. Es ließ sich sogar zeigen, daß nacheinander entstehende Membranschichten in ihrer Substanz so gleichmäßig ausfallen können, daß auch bei Anwendung guter Optik keine irgendwie geartete Schichtendifferenzierung in ihrem Verlauf sichtbar ist; nur die am Ende der Membranmassen erkennbare Profilierung gibt uns das Recht, von aufeinanderliegenden Lamellen zu sprechen.

Meine Beobachtungen an Membranen sind den von Salter (1898, 117) und Küster (1914) an Stärkekörnern angestellten wohl vergleichbar. Denn auch für die letzteren ließ sich durch Ermittlung der Zeit, in welcher bestimmte Schichtenkomplexe entstehen, nachweisen, daß die Periodik ihrer Schichten von dem Wechsel

von Tag und Nacht, welchem A. Meyer (1884, 327) eine entscheidende Bedeutung zugesprochen hatte, nicht unter allen Umständen oder ausschließlich abhängig ist.

12. Rhythmisch nennen wir den beim Badeverfahren einsetzenden Vorgang der Membranbildung nicht nur deswegen, weil deutlich erkennbare Schichten einander folgen, sondern auch deswegen, weil ein von oben nach unten fortschreitender Degenerationsprozeß die Membranlamellen immer kürzer werden läßt, so daß wir sie immer weniger weit in die Spitze des Lumens hineinreichen sehen.

13. Die eingekapselten Protoplasmamassen erfahren ihre Abtrennung und Einschließung teils zu Lebzeiten, teils erst nach dem Absterben. Lebend abgekapseltes Protoplasma geht nach der Abtrennung zugrunde. Weitere Unterschiede liegen in dem chemischen Schicksal der isolierten Plasmatrümmer. Ich beobachtete zuweilen einen fettartigen Glanz an den eingeschlossenen Massen. Anhaltspunkte für die Annahme, daß eingekapseltes Protoplasma membranähnlich werden kann, habe ich an meinem Objekt nicht gefunden. Ich erinnere an Krabbe (1887, 346, 420), der bei Bastfasern oft den Eindruck hatte, „als ob das Protoplasma stellenweise zu Zellulose gleichsam erstarrt sei". Auch Küster (1929, 141) beschreibt zellulosige Degeneration für eine Reihe ähnlicher Fälle.

Krabbe spricht davon, daß eingeschlossenes Protoplasma die ihm naheliegenden Teile der Membran chemisch zu verändern in der Lage sei. Ich habe bei *Humulus*-Haaren keine Erscheinung beobachten können, welche in diesem Sinne zu deuten gewesen wäre. Ob bei der Füllung der Spitzen des Haarlumens und bei Entstehung der von mir als offen bezeichneten Wandlamellen vergleichbare Wirkungen im Spiele sind, muß dahingestellt bleiben.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Küster, sei auch an dieser Stelle für sein großes Interesse an dieser Arbeit und seine allzeit freundliche Unterstützung Dank gesagt.

Literaturverzeichnis.

Dippel, L., Die neuere Theorie über die feinere Struktur der Zellhülle, 1878. — Haberlandt, G., Über Einkapselung des Protoplasmas mit Rücksicht auf die Funktion des Zellkernes. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. Abt. I, **98**, 190, 1889. — Klebs, G., Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Unters. botan. Inst. Tübingen **2**, 489, 1888. — Krabbe, G., Ein Beitrag zur Kenntnis der Struktur und des Wachstums vegetabilischer Zellhäute. Jahrb. f. wiss. Bot. **18**, 346, 1887. — Küster, E., Über Zonenbildung in kolloidalen Medien. Jena 1913. — Derselbe, Pathologische Pflanzenanatomie. 3. Aufl., Jena 1925. —

Derselbe, Pathologie der Pflanzenzelle. Teil I. Pathologie des Protoplasmas. Berlin 1929. — Meyer, A., Untersuchungen über Stärkekörner. Jena 1884. — Middendorff, E., Dauerbeobachtungen über den Sekretionsvorgang an Drüsenhaaren. Beitr. zur Biol. d. Pflanzen **15,** 61, 1927. — Molisch, K., Die Lebensdauer der Pflanzen. Jena 1929. — Palla, E., Beobachtungen über Zellhautbildung an des Zellkernes beraubten Protoplasten. Flora **73,** 314, 1890. — Derselbe, Über Zellhautbildung kernloser Plasmateile. Ber. d. D. Bot. Ges. **24,** 408, 1906. — Noll, Fr., Experimentelle Untersuchungen über das Wachstum der Zellmembran. Abhdl. Senkenberg. Naturf. Ges. **15,** 101, 1887. — Rauter, Jos., Zur Entwicklungsgeschichte einiger Trichomgebilde. Denkschr. d. kais. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. **31,** 24, 1872. — Reinitzer, F., Über das zellwandlösende Enzym der Gerste. Zeitschrift f. physiol. Chemie **23,** 175, 1897. — Salter, W., Zur näheren Kenntnis der Stärkekörner. Jahrb. f. wiss. Bot. **37,** 117, 1898. — Schellenberg, L., Über das Vorkommen von Hemizellulosen. Ber. d. D. Bot. Ges. **22,** 98, 1914. — Wegener, R., Untersuchungen über den Bau der Haftorgane usw. Beih. z. Bot. Zentralblatt **31,** I. Abt., 1910.

Die Bedingungen der Blütenbildung von Stellaria media.

Von **Käthe Hitzer** (Flensburg).

Aus dem Botanischen Institut der Universität Heidelberg.

Die Winterannuellen sind nicht nur durch ihre hohe Widerstandsfähigkeit gegen Kälte ausgezeichnet, sondern auch dadurch, daß sie ihre hauptsächliche Vegetations- und Blütezeit im Winter haben. Es war beabsichtigt, im Botanischen Institut Heidelberg die Gesamtphysiologie dieser Pflanzen zu studieren. Es sollten vor allem auf der einen Seite Atmung und Assimilation namentlich in Abhängigkeit von der Temperatur, andererseits die Bedingungen der Blütenbildung untersucht werden. Über diese zweite Aufgabe, die mir zufiel, soll im folgenden berichtet werden. Die Untersuchungen über Assimilation und Atmung mußten aus äußeren Gründen abgebrochen werden. Sie haben übrigens keineswegs etwa ein besonders niedrig gelegenes Optimum der Assimilation ergeben.

Zur Aufklärung der Ursachen für die Blütenbildung dienten zunächst vier unserer gemeinsten Ackerunkräuter: *Stellaria media*, *Veronica Tournefortii*, *Lamium purpureum* und *Senecio vulgaris*. Sehr bald mußten sich die Untersuchungen auf die erste, *Stellaria media*, beschränken.

I. Die Verbreitung von Stellaria media auf der Erde und ihr Standort in Mitteleuropa.

Stellaria media ist eine jener wenigen Pflanzen, die über sämtliche Klimagebiete der Erde verbreitet sind (Wittrock, 1908). Sie erträgt sowohl arktische Kälte wie tropische Hitze und ein durch extreme Temperaturen ausgezeichnetes Binnenlandklima in gleicher Weise wie das ausgeglichenere Meeresklima. Diese Anpassungsfähigkeit ermöglicht es, daß ihr Verbreitungsareal bis weit in die Arktis des Nord- und Südpols (70°) und bis zu hohen Gebirgslagen — in Tibet bis zu der erstaunlichen Höhe von 5000 m — reicht und sie trotzdem doch auch zum Pflanzenbestand der Tropen gehört. Der einzige, die Verbreitung von *Stellaria* begrenzende klimatische Faktor scheint die

Trockenheit zu sein. In der Wüste und den trockenen Landstrichen der anderen Klimagebiete fehlt sie denn auch. In der tropischen und subtropischen Zone kann sie sich nur als Gebüschpflanze behaupten, wie Engler (1892) sie mit Recht in diesen Gegenden bezeichnet.

In Mitteleuropa stellt den günstigsten Standort für *Stellaria* ohne Zweifel lockerer, nährstoffreicher Kulturboden dar, wie ihn unser Acker- und Gartenland bietet. Das Vorkommen dieser Pflanze an Wegrändern und sonstigen Ruderalplätzen ist nur möglich, sofern der Boden an diesen Stellen nicht zu sehr festgetreten ist. Sie fehlt gänzlich auf Wiesen, wo sie infolge der dichten Grasnarbe oberirdisch stark benachteiligt wird und vielleicht auch ihr sehr zartes, nur in der obersten Bodenschicht sich ausbreitendes Wurzelwerk nicht zwischen den viel stärkeren Wurzeln der Gräser hindurchzudringen vermag. Auch im Walde ist *Stellaria* nicht zu finden.

II. Das Verzweigungssystem der Stellaria.

Der morphologische Aufbau der Caryophyllaceen ist öfter untersucht worden (Rohrbach 1868, Goebel 1915—1918). Doch müssen hier für das Verständnis des folgenden ein paar kurze speziellere Bemerkungen über *Stellaria media* gemacht werden.

Zunächst sei einiges über die Verzweigung des vegetativen Teils der Pflanze gesagt. *Stellaria media* besitzt dekussierte Blattstellung. Im allgemeinen trägt nur das eine von zwei einander gegenüberstehenden Blättern eine Seitenknospe; in der Achsel des anderen wird, wie ich feststellen konnte, von vorneherein gar keine solche angelegt. Am ersten Knoten der Hauptachse jedoch bilden sich stets, am zweiten zuweilen beide Achselknospen aus, von denen die eine früher entsteht und daher der anderen in der Entwicklung vorauseilt. Die Achselsprosse verhalten sich nun ihrerseits wieder ebenso, so daß am Grunde der Pflanzen ein sehr dichtes Verzweigungssystem entsteht, dessen Verständnis dadurch erschwert wird, daß die ersten Internodien immer mehr oder weniger gestaucht sind, und daß jeweils am ersten, beziehungsweise auch zweiten Knoten außerdem noch akzessorische Seitentriebe auftreten. Diese entspringen zwischen dem Tragblatt und dem Seitenzweig und werden nachträglich aus embryonalem Gewebe angelegt.

Von großer Wichtigkeit für die Frage der Blütenbildung ist bei meiner Versuchspflanze die Verzweigung der Infloreszenz. Hier ist vor allem hervorzuheben, daß keine besonderen Blütenachsen ausgebildet werden, sondern an jedem Sproß nach Entwicklung einer gewissen Anzahl von Blattpaaren — die uns noch beschäftigen muß — Blüten auftreten. Die Anlage einer Infloreszenz erfolgt so, daß die Hauptachse mit der Entwicklung einer terminalen Blüte endet, wie das für die zymöse Verzweigung charakteristisch ist, und in den Achseln des letzten Blattpaares — diese und alle folgenden Tragblätter sind laubig — Seitenknospen austreiben. Jede von diesen verhält sich nun ihrerseits wieder ebenso, bildet aber nur ein Blattpaar für ihre Seitentriebe aus, so daß ein dichasial verzweigter Blütenstand entsteht. Meist trägt das letzte Blattpaar unterhalb einer Infloreszenz keinen Achselsproß.

Die Anzahl der Blattpaare, die einer Infloreszenz vorausgehen, schwankt zwischen 6 und 12, wie dies zu verschiedenen Jahreszeiten durchgeführte Untersuchungen an Pflanzen ergeben haben, welche an unterschiedlichen Standorten, also unter abweichenden Boden-, Feuchtigkeits- und Lichtverhältnissen gewachsen waren. Eine Beziehung der äußeren Faktoren zu der Anzahl der Blattpaare ließ sich nicht finden. Sehr interessant ist im Hinblick auf das Hauptproblem meiner Versuche die Tatsache, daß vom Haupttrieb zu den Seitenzweigen erster, zweiter usw. Ordnung fortschreitend die Blüten durchweg nach einer immer geringeren Blattzahl auftreten; an einer Pflanze z. B. blühte der Haupttrieb nach 10—12 Blattpaaren, die Seitenzweige erster Ordnung taten dies nach 9—10, diejenigen zweiter Ordnung nach 7—9 Blattpaaren.

Es war notwendig, die Anlage einer Infloreszenz von derjenigen vegetativer Triebe schon in den frühesten Entwicklungsstadien sehr sicher unterscheiden zu können. Untersucht man einen jungen, noch vegetativen Sproß, so findet man, daß vom Vegetationspunkt abwärts die ersten drei bis vier Blattpaare noch keine Achselsprosse tragen, etwa vom fünften ab dieselben auftreten. Handelt es sich hingegen um einen Blütensproß, so zeigt sich im ganzen das gleiche Bild, doch sind in der Achsel der beiden jüngsten, gerade entstandenen Blätter bereits Achselsprosse — die künftigen Seitenblüten erster Ordnung — angelegt. An diesen, dem Vegetationspunkt so nahestehenden Knospen ist ein floraler Zustand eindeutig zu bestimmen, lange bevor sich die Endblüte durch Stellung ihrer Organe als solche zu erkennen gibt. In weiter vorgeschrittenen Entwicklungsstadien gestaltet sich die Unterscheidung, ob ein Laub- oder ein Blütensproß vorliegt, natürlich leichter, weil dann schon der Vegetationspunkt sich verbreitert hat und die Anlagen für die Kelchblätter der Terminalblüte abzugliedern beginnt.

III. Gedeihen und Blühen der Stellaria zu den verschiedenen Jahreszeiten.

Stellaria wird im allgemeinen zu den Winterannuellen gezählt. Dies ist aber streng genommen nicht richtig; wohl sind die Monate November bis März die für das Wachstum dieser Pflanze durchaus günstigsten, doch ist sie im Sommer ebenfalls draußen zu finden, wenn auch in geringerer Anzahl und weniger kräftigem Zustand. Infolge des verschiedenen Habitus der Pflanzen in der kalten und warmen Jahreszeit lassen sich eine Winter- und eine Sommergeneration einander gegenüberstellen. Die Samen, aus denen die Winterpflanzen hervorgehen, keimen in großen Mengen im Spätsommer und Herbst auf dem Garten- und Ackerboden und an Ruderalplätzen mit guter lockerer Erde. Die Keimlinge wachsen rasch zu kräftigen Pflanzen mit tiefdunkelgrünen Blättern heran. Die niederliegenden Sprosse, welche einen außerordentlich gedrungenen Wuchs zeigen, bedecken vielfach den Erdboden wie ein dichter Teppich. Gegen tiefe Temperaturen erweisen sich die Pflanzen als sehr unempfindlich. Bei starkem Frost werden sie glasig und spröde, im Extrem sogar infolge der großen

Wasserentziehung welk, erholen sich aber beim Auftauen im Laboratorium sehr bald wieder, ohne gelitten zu haben. Auf Grund ihres kräftigen Wuchses machen die Pflanzen den Eindruck, als ob sie sich im Zustande bester Ernährung und rein vegetativen Wachstums befänden. Ende Januar fand ich beim Präparieren von Knospen jedoch ganz junge, von 6—8 Blattpaaren eingeschlossene Blütenstände. Es werden also trotz der in den Monaten Dezember, Januar und eventuell auch noch Februar herrschenden ungünstigen Witterungsverhältnisse Blüten angelegt, welche sich freilich nicht entfalten.

Sobald dann Ende Januar, Anfang Februar die Temperaturen ansteigen und die Lichtverhältnisse hinsichtlich der Tageslänge und der Strahlungsintensität bessere werden, strecken sich die Sproßachsen und wachsen die Blütenanlagen heran, so daß es jetzt zu einer üppigen Entwicklung der Infloreszenzen kommt. Es blühen die Seitenzweige 1., 2., eventuell auch 3. Ordnung. Ob die Blüten kleistogam oder chasmogam sind, hängt vor allem vom Licht, vielleicht außerdem auch noch von der Temperatur ab. Im Mai, je nach dem Standort auch erst im Juni, stellen die Winterpflanzen ihr Wachstum ein und gehen allmählich zugrunde, während ihre Samen heranreifen. Das Absterben der Pflanzen beruht aller Wahrscheinlichkeit nach auf der höheren Temperatur und der Trockenheit des jetzt einsetzenden Sommerwetters und erfolgt deshalb nur an den der Sonne ausgesetzten Standorten. Im Schatten (auf Äckern unter Obstbäumen, an Hecken besonders nach Norden zugekehrt) erhalten sich die Winterpflanzen bis Juli, selbst August, während die Sprosse sich an den Knoten bewurzeln und so junge Tochterpflanzen entstehen lassen. Wie empfindlich *Stellaria* gegen Trockenheit ist, geht u. a. aus folgendem kleinen Versuch hervor: In der ersten sehr heißen Hälfte des August 32 starben an einer Südwand aufgestellte, kräftige Pflanzen ab, als sie nur 2 Tage nicht gegossen worden waren.

Neben dem jahreszeitlichen Wetterwechsel wirkt beim Absterben der Winterpflanzen sehr häufig noch die Überwucherung durch die nun immer mehr dominierenden sonstigen Frühjahrs- und Sommerpflanzen mit. Außer diesem natürlichen Schicksal der Winterpflanzen beim Beginn der warmen Jahreszeit spielt weiterhin die Tatsache eine wichtige Rolle, daß ein großer Teil von ihnen der Unkrautvertilgung durch den Menschen zum Opfer fällt.

Vom Frühjahr an den ganzen Sommer hindurch keimen an einigermaßen feuchten, schattigen Stellen reichlich junge Pflänzchen aus den Samen der Winterpflanzen (durch Bäume beschattete Stellen auf Äckern

und Plätze mit gutem, lockerem Boden). Es sind dies die nun zur Entwicklung kommenden Sommerpflanzen. Sie sind im ganzen zarter gebaut, haben hellere Blätter und längere Internodien. Ebenso wie die Winterpflanzen bilden sie, einerlei auf was für einem Boden sie stehen, an Haupt- und Seitentrieben Blütenstände aus.

Stellaria media ist also, um dies noch einmal deutlich hervorzuheben, eine Pflanze, die das ganze Jahr hindurch gedeiht und in günstigen wie in ungünstigen Zeiten Blüten anlegt. Die Fähigkeit einer raschen und sehr reichlichen vegetativen Vermehrung (die Vegetationskegel für die Adventivwurzeln sind in den Knoten zwischen Blattstiel und Seitensproß schon vorgebildet) sowie das Fehlen einer Samenruhe sichern *Stellaria* eine fortdauernde Existenz und immer weitere Ausbreitung. Diese beiden Eigenschaften tragen deshalb auch so wesentlich dazu bei, daß diese Pflanze zu dem beschwerlichen Unkraut wird, das erfolgreich nur dann bekämpft werden kann, wenn fortlaufend die jungen Pflanzen vernichtet werden.

IV. Versuche zur Aufklärung der Blütenbildung bei Stellaria media.

Über die Ursachen der Blütenbildung verdanken wir vor allem G. Klebs viele und tiefeindringende Untersuchungen. Sie sind von ihm zuletzt im Handwörterbuch der Naturwissenschaften 1913 zusammengefaßt worden und werden auch in den Hand- und Lehrbüchern genügend behandelt, so daß sie als bekannt gelten können. Ich zähle hier nur noch einmal zusammenfassend die dort genannten Faktoren auf, welche bei der Blütenbildung eine Rolle spielen und deshalb auch bei meinen Versuchen selbstverständlich von vorneherein berücksichtigt werden mußten: Lichtintensität, Temperatur, Feuchtigkeit und Nährstoffe. Es traten im Verlauf meiner Arbeit schon sehr bald noch einige weitere neue Gesichtspunkte hinzu (vgl. Jost, 1934), zunächst die Beleuchtungsdauer: durch die Arbeiten von Garner und Allard ist vor kurzem gezeigt worden, welch entscheidenden Einfluß die Tageslänge auf das Blühen verschiedener Kulturpflanzen ausübt. Weiterhin ging ich dem Einfluß des Follikelhormonpräparates „Progynon“ nach, das von Schering-Kahlbaum hergestellt wird. Schließlich gewann während meiner Untersuchungen noch das P_H in bezug auf die Blütenbildung bei *Stellaria* ein gewisses Interesse.

1. Einfluß des Lichtes (Lichtintensität, Beleuchtungsdauer und künstliches Licht).

In den ersten vier Versuchen wurde der Einfluß verschiedener Lichtintensitäten auf das Blühen von *Stellaria* untersucht. Schon 1893 beschäftigte sich Vöchting damit, festzustellen, in welcher Weise die Lichtstärke auf den Blühprozeß einwirkt. Freilich waren seine Versuche zu wenig eingehend, um irgendwelchen Aufschluß über die Blütenbildung zu geben, um so mehr als Vöchting in den Vordergrund seines Interesses die Frage nach der Öffnung der Blüten (Chasmo- oder Kleistogamie) stellte. Er fand, daß an im Zimmer gezogenen Pflanzen bei 1 m

Entfernung von einem nach ONO gelegenen Fenster wohl eine regelmäßige Anlage von Blüten erfolgt, diese aber meist kleistogam sind. Im Abstand von 1,50 m treten nie mehr chasmogame Blüten auf, die Pflanzen vergeilen, sterben früh ab und sind sehr anfällig gegen Pilzinfektion. Weiterhin gibt Vöchting noch folgendes an: „Im Schatten der Bäume werden die Pflanzen groß und von auffallend dunkelgrüner Farbe, das ganze von großer vegetativer Üppigkeit. Die Blüten sind dabei aber stets kleistogam. Es schien, als sei die Blütenbildung an solchen Pflanzen im ganzen geringer, als an den der Sonne ausgesetzten, in den vegetativen Organen weniger üppigen Pflanzen, doch konnte das Verhältnis bisher nicht genau festgestellt werden". Diese Einzelbeobachtungen konnten natürlich den gesamten Fragenkomplex nicht aufklären.

Als ich meine eigenen Untersuchungen über das Blütenbildungsproblem bei dieser Pflanze begann, standen mir die Resultate vor Augen, die Klebs (1906) und Vöchting (1893) bei ihren Versuchen an *Veronica chamaedrys* und *Mimulus Tilingi* erhalten hatten. Klebs erreichte durch schwaches Licht ein Umschlagen aus dem blühenden in den vegetativen Zustand, das sich in einer Verlaubung der Infloreszenz äußerte. Dasselbe erlangte Vöchting, wenn er *Mimulus* in einer Entfernung von 1,50 m hinter einem nach ONO gelegenen Fenster aufstellte. In den Blattachseln der aufrechten Infloreszenzachse entstanden bis in die äußersten Enden der Blütenstände fortschreitend Laubsprosse, während die Blüten größtenteils auf frühen Entwicklungsstadien stehen blieben und die noch zur Ausbildung gelangenden klein blieben. Eine völlige Auslöschung der Geschlechtlichkeit erzielte Vöchting bei *Mimulus*, wenn er im März-April Pflanzen an einen Ort mit schwacher Lichtintensität brachte, die für die Blütenbildung nicht mehr ausreichte. Sie produzierten reichlich Seitenzweige und erlangten dadurch ein gedrungenes Aussehen. Im Herbst zeigten sie dann ein auffallend geringes Wachstum, im folgenden Frühjahr begannen sie abzusterben. Dies beschränkte Wachstum und die schwache Lebensfähigkeit beweisen aber, daß der vegetative Zustand ein „unnormaler" ist.

Es war von vornherein nicht sehr wahrscheinlich, daß solche Infloreszenzverlaubungen und ein derartiges völliges Vegetativwerden auch bei *Stellaria* in schwachem Licht zu erhalten seien, da bei meiner Versuchspflanze die Infloreszenz in einer ganz anderen Weise angelegt wird als bei *Veronica* und *Mimulus*. Bei *Stellaria* erfolgt die Anlage der Blüten zymös, d. h. die Sproßvegetationspunkte verwandeln sich in Blüten; bei den anderen genannten Pflanzen geschieht sie dagegen razemös, d. h. die Hauptsproßvegetationspunkte bleiben erhalten und produzieren seitlich Blüten. Bei diesen letzteren Pflanzen sind die Hauptvegetationspunkte selbst wahrscheinlich nicht zum Blühen zu bringen. Ein weiterer Unterschied zwischen den angeführten *Veronica*- und *Mimulus*-Arten und *Stellaria* ist, daß die ersteren nur während einiger Sommermonate blühen, meine Versuchspflanze aber das ganze Jahr hindurch in blühendem Zustand angetroffen wird. Aus den folgenden Versuchen hat sich denn auch ergeben, daß in der Tat für *Stellaria* ganz andere Blütenbedingungen gelten als für diese zwei Arten und überhaupt für alle bisher auf ihre Blütenbildung hin genauer untersuchten Pflanzen.

In den jetzt folgenden 4 Versuchen, die sich mit der Bedeutung der Lichtintensität für das Blühen von *Stellaria* beschäftigten, wurden teils Sämlinge, teils Stecklinge verwendet, und die Pflanzen in 2 Fällen in Komposterde, in den beiden anderen in Nährlösung (Knop) gezogen.

Versuch I. Stecklingskulturen in Komposterde bei verschiedenen Lichtintensitäten.

Versuchsdauer 6. Mai bis Ende Juli 1932. Die Stecklinge, welche von kräftigen, überwinterten Freilandspflanzen genommen worden waren, wurden im Gewächshaus zur Bewurzelung gebracht, am 6. Mai 1932 in Blumentöpfe mit gut ausgereifter Komposterde gepflanzt und auf die vier nachstehenden Standorte mit verschieden starker Beleuchtung verteilt:

1. Eine während des ganzen Tages unbeschattete Stelle unseres Institutsgartens.
2. Bort im Gewächshaus, nahe an der Glaswand.
3. Tisch im Gewächshaus, in einer Entfernung von 50—100 cm von der Glaswand.
4. Kleines Verbindungsgewächshaus, dessen Fenster frisch geweißt waren.

Um eine Vorstellung von den Lichtintensitäten an diesen vier Stellen zu gewinnen, wurde bestimmt, in welchem Verhältnis die Lichtstärken der einzelnen Standorte zueinander standen. Die Messungen wurden am 25. Juli 1933, einem klaren, wolkenlosen Tage, mit Hilfe des Eder-Hecht-Graukeil-Photometers ausgeführt, und zwar halbstündlich zwischen 10^{15} und 13^{10} Uhr. Die im Freiland zwischen 11^{15} und 11^{45} Uhr herrschende mittlere Lichtstärke von 1404 absoluten Bunsen-Roscoeschen Einheiten wurden nun gleich 1 gesetzt; daraus wurden die Lichtstärken der übrigen Standorte in Bruchteilen dieser „Normalintensität" berechnet. Für den Versuch I lauten danach die Angaben:

1. 1404 B.R.E., ... Normalintensität,
2. 695 „ $^1/_2$ der „
3. 458 „ $^1/_3$ der „

Nachdem die Stecklinge anfangs schlecht gediehen, da sie von alten Winterpflanzen stammten, erholten sie sich infolge häufigen Gießens (alle 8—14 Tage) mit $1^0/_0$iger Hakaphos-Lösung recht gut. Die Pflanzen im Freien wuchsen zu kräftigen Exemplaren mit dicken Stengeln und ziemlich dunklen Blättern heran; die im unbeschatteten Gewächshaus auf Tisch und Bort stehenden entwickelten sich auch noch gut, wenn sie auch nicht die Üppigkeit der ersteren erreichten; im gekalkten Haus endlich zeigten die Pflanzen zwar gute Verzweigung, blieben aber sehr zart und bildeten nur kleine Blätter aus. Alle Pflanzen produzierten ungeachtet der abweichenden Lichtintensitäten an den verschiedenen Standorten Blüten, in deren Zahl kein Unterschied zu beobachten war.

Versuch II. Sämlingskultur in Komposterde bei verschiedenen Lichtintensitäten.

Versuchsdauer: 19. Juni bis Anfang August 1932. Die Sämlinge waren im Gewächshaus gezogen (Aussaat 2. Juni) und am 19. Juni in Töpfe mit Komposterde gebracht worden. Die Pflanzen der zwei Parallelkulturen a und b wurden folgender-

maßen aufgestellt: a) im Freien, vor einer der vollen Sonne ausgesetzten Südwand (1616 B.R.E.), b) auf dem Gewächshaustisch (458 B.R.E.). Die relativen Lichtmengen betrugen also $^6/_5$ bzw. $^1/_3$ der „Normalintensität".

Dieser Versuch gewinnt seine besondere Bedeutung durch die Tatsache, daß die an der Südwand herrschende, infolge der Reflexion $^1/_5$ über der normalen liegende Lichtintensität und die somit auch erhöhte Temperatur die Blütenbildung nicht hinderten. Hinsichtlich des vegetativen Wachstums zeigte sich, daß die Stellarien an der Südwand im ganzen kleiner waren und daß alle mit Hakaphos-Lösung gegossenen Freiland-und Kontrollpflanzen den nicht gedüngten Exemplaren im Gewächshaus in der Entwicklung überlegen waren.

Versuch III. Sämlingskultur in Nährlösung bei verschiedenen Lichtintensitäten.

Versuchsdauer: 19. Juni bis Mitte Dezember 1932. Die Sämlinge stammten aus der gleichen Aussaat wie die für Versuch II. Als Nährlösung wurde die Knop'sche benutzt. Über die Technik der hier zum ersten Male im Verlauf meiner Versuche verwendeten Wasserkulturen wird später näher berichtet werden. Die eine Versuchsserie wurde hinter ein nach Norden gelegenes Fenster (103 B.R.E., $^1/_{14}$ der N.I.), die andere auf das Gewächshausbort (695 B.R.E., $^1/_2$ der N.I.) gestellt.

Trotz mehrfachen Ersatzes der abgestorbenen Pflanzen erhielten sich im ganzen nur zwei Exemplare, und zwar je eine Pflanze der beiden Standorte. Der Grund für diesen starken Ausfall war darin zu suchen, daß von Sämlingen, welche in Wasserkultur übertragen werden, immer ein verhältnismäßig hoher Prozentsatz abstirbt. Für die im Gewächshaus gezogenen Pflanzen kam als zweite Ursache noch hinzu, daß der Stengelteil unterhalb der Kotyledonen sehr leicht in der Sonne verbrennt, wie dieser sich denn überhaupt auch in den weiteren Versuchen als sehr empfindlich gegen Beschädigungen erwies. Die beiden Pflanzen, welche die schwierigen äußeren Umweltsbedingungen überlebten, wuchsen langsam, gingen schon bald zu reichem Blühen über und fuhren damit fort, bis sie gegen Weihnachten allmählich eingingen.

Versuch IV. Sämlingskultur in Komposterde bei verschiedenen Lichtintensitäten.

Versuchsdauer: 29. Juni bis Mitte August 1932. In diesem Versuch wurden die Grenzen der Beleuchtungsstärke nach beiden Seiten mehr erweitert. Die verwendeten Pflänzchen waren im Freien auf einem Komposthaufen des botanischen Gartens gewachsen. Die Versuchspflanzen wurden 4 Tage nach dem Eintopfen an ihre Standorte gebracht.

1. Unter einem Eibengebüsch im stärksten Schatten, 20 B.R.E., $^1/_{67}$.
2. „ „ „ in weniger starkem Schatten, 42 B.R.E., $^1/_{33}$.
3. „ „ „ nahe am Rande, 345 B.R.E., $^6/_5$.

4. An einer der vollen Sonne ausgesetzten Südwand, 1616 B.R.E., $^6/_5$.
5. Eine während des ganzen Tages unbeschattete Stelle unseres südlichen Institutsgartens, 1404 B.R.E., Normalintensität.
6. Auf dem Gewächshaustisch (Kontrolle), 458 B.R.E., $^1/_3$.

Die Pflanzen der einzelnen Standorte zeigten ein sehr unterschiedliches Wachstum. Diejenigen der Serie 1 bildeten nur wenig Seitenzweige aus, vergeilten und starben nach ca. 6 Wochen ab: alle übrigen Versuchsexemplare entwickelten sich gut und lebten bis Mitte August. Wieder produzierten, wie auch in den vorhergehenden Versuchen, alle Pflanzen ausnahmslos Blüten. Dies Resultat überraschte um so mehr, als daraus hervorging, daß selbst an einem Standort wie der schattigsten Stelle unter dem dichten Eibengebüsch, wo die Lichtintensität nur $^1/_{67}$ der „normalen" betrug, Blüten gebildet werden. Natürlich sind diese kleistogam, auch ist ihre Zahl infolge der Vergeilung und schwachen Verzweigung der Pflanzen geringer. Im gleichen Versuch bestätigte sich die schon im Versuch II gewonnene Erkenntnis, daß auch die Steigerung der Lichtintensität auf $^6/_5$ des Normalwertes die Blütenbildung nicht beeinträchtigt.

Welch hohe Bedeutung die tägliche Beleuchtungsdauer für den Zeitpunkt des Blühens hat, zeigten, wie schon erwähnt, Garner und Allard (1920, 1923) an verschiedenen Sorten der Sojabohne, des Tabaks und einer ganzen Reihe weiterer Kulturpflanzen.

Sie prägten die völlig neuen Begriffe der Kurz- und Langtagpflanzen und verstanden darunter folgendes: Die Kurztagpflanzen (*Nicotiana tabacum* Maryland Mammoth, *Soja Biloxi* und *Phaseolus vulgaris*) wachsen bei einer Tagesdauer von mehr als 12 Stunden nur vegetativ und gehen erst unter dem Einfluß einer verkürzten Beleuchtungszeit zum Blühen über. Für die Langtagpflanzen (*Mikania scandens*, *Raphanus sativus* und *Lactuca sativa*) gilt das Umgekehrte. Eine Zwischenstellung zwischen diesen beiden Typen nehmen verschiedene Pflanzen ein, die sowohl bei langer als auch bei kurzer Tagesdauer blühen: *Nicotiana tabacum* Connecticut Broadleaf, *Nicotiana rustica*, *Brassica oleracea* und *Daucus carota*. Auf Grund dieser strengen Abhängigkeit des vegetativen Wachstums und des Blühens von der Tageslänge wird die letztere zu einem der wichtigsten Faktoren, welche die geographische Verteilung der Pflanzen auf die einzelnen Erdzonen bestimmen. Lubimenko und Sêeglova (1928) beschäftigten sich eingehender mit dieser für die Pflanzengeographie so bedeutsamen Erkenntnis und hoben weiterhin hervor, daß die Kurztagpflanzen nur an geringe, die Langtagpflanzen an starke jahreszeitliche Schwankungen der Tagesdauer angepaßt sind.

Obwohl von vornherein bei *Stellaria*, die in allen Erdzonen verbreitet ist und in unseren Gegenden sowohl bei langen Tagen im Sommer als auch bei kurzen im Winter wächst und blüht, keine Anhaltspunkte

dafür vorhanden waren, daß die Tageslänge auf ihre Blütenbildung von Einfluß wäre, wurde doch noch der Versuch gemacht, diese Pflanze der extrem kurzen, in unseren Breiten nie vorkommenden Tagesdauer von nur 6 Stunden auszusetzen.

Versuch V. Keimlingskultur in Komposterde bei verschiedener Tageslänge.

Versuchsdauer: vom 13. Oktober bis 15. November 1932. Es wurden Freilandkeimlinge benutzt und diese am 6. Oktober eingetopft. Die erste Serie wurde auf dem Gewächshausbort dicht an der Glaswand bei einer Beleuchtungsdauer von täglich 6 Stunden (10—16 Uhr) gehalten, die zweite an dem gleichen Standort bei der vollen Tageslänge, welche während der über einen Monat sich erstreckenden Versuchsdauer durchschnittlich 10 Stunden betrug.

Die Verkürzung der täglichen Beleuchtungszeit auf 6 Stunden erwies sich für das Gedeihen der *Stellaria* als die größte eben noch ertragbare. Die Pflanzen vergeilten unter diesen Bedingungen schon sehr stark und hatten eine Lebensdauer von nur 2—3 Wochen. Trotzdem aber blühten sie, und dies bewies, daß auch bei einer 6 Stunden-Tagesdauer ebenso wie in der Natur bei der großen sommerlichen Tageslänge noch ein Blühen eintritt.

Das Gesamtergebnis aller bisher besprochenen Versuche läßt sich in wenige Worte zusammenfassen: *Stellaria media* vermag bei den verschiedensten Lichtintensitäten — von $^1/_{67}$ bis zu $^6/_5$ der „normalen" Lichtstärke — und bei einer Tagesverkürzung bis zu 6 Stunden zu blühen. Man kann also bei ihr nicht wie bei anderen Pflanzen durch Lichteinflüsse ein rein vegetatives Wachstum erzielen; vielmehr bildet sie entweder an allen Sprossen Blüten aus oder sie geht frühzeitig zugrunde, bevor sie zur Blütenbildung gekommen ist.

Wenn sich in den bisherigen Versuchen in solch eindeutiger Weise die völlige Unabhängigkeit der Blütenbildung der *Stellaria* von der Stärke und Dauer der Beleuchtung herausstellte, so mußte sich immer mehr die Frage aufdrängen, ob denn die Versuchspflanzen unter dem ausschließlichen Einfluß der während der Experimente herrschenden Bedingungen Blüten gebildet hatten, oder ob nicht vielleicht andere Umstände dabei mitgewirkt haben könnten. Es wäre denkbar, daß schon an dem im Samen angelegten Vegetationspunkt des Haupttriebs die „Blühreife" induziert ist. Um dies zu prüfen, wurde der Versuch gemacht, Samen in sehr schwachem Licht (unter dem Gewächshaustisch von einer mit Papier abgeschirmten Glasglocke überdeckt) und im

völligen Dunkel keimen zu lassen. Im ersten Falle entstanden etiolierte Sämlinge mit 8—10 Blattpaaren und der Anlage einer Infloreszenz, im anderen sehr schwächliche Keimlinge, die nach Ausbildung von 3—4 Blattpaaren abstarben, ohne Blüten entwickelt zu haben. Man wird aus diesem Ergebnis des Versuchs keineswegs schließen dürfen, daß die Blühreife nicht schon im Samen vorhanden sei; sie könnte ja durch Dunkelheit bzw. Mangel an Nährstoffen wieder vernichtet worden sein.

Weiterhin war mit der Möglichkeit zu rechnen, daß die an Seitentrieben 1. Ordnung auftretenden Blüten nicht die Folge der während der Versuche herrschenden Bedingungen wären, sondern von vorher einwirkenden Faktoren verursacht worden seien. Um diese Möglichkeit auszuschließen, wurde in zwei weiteren Versuchen besonders auf das Verhalten der Seitenzweige höherer Ordnungen geachtet, die bestimmt unter den Versuchsbedingungen entstanden waren. Es wurde genau notiert, nach wievielen Blattpaaren die Seitenzweige der Versuchspflanzen zur Blütenbildung übergingen, und, um die Pflanzen zur Ausbildung immer höherer Seitenzweigordnungen zu zwingen, an jedem Sproß die Spitze abgeschnitten, sobald er die Infloreszenz zu bilden begann.

Versuch VI. Stecklingskultur in Komposterde bei verschiedenen Lichtintensitäten unter fortlaufender Dekapitation der Infloreszenzen.

Versuchsdauer: 1. Mai bis 20. Juli 1933. Die Stecklinge stammten von Freilandpflanzen. Die Versuchspflanzen wurden alle 14 Tage mit 1%iger Hakaphos-Lösung gegossen und waren auf die nachstehend angegebenen Standorte verteilt:

1. Auf einem Südbalkon, 1404 B.R.E., Normalintensität.
2. Hinter einem Südfenster, 800 B.R.E., knapp $^1/_2$ der Normalintensität.
3. Auf einem Nordbalkon in einem Glaskasten, 226 B.R.E., $^1/_6$ Normalintensität.
4. Hinter einem Nordfenster, 103 B.R.E., $^1/_{14}$ der Normalintensität.

Jede Serie bestand aus 6 Pflanzen.

An den verschiedenen Standorten zeigten sich im Wuchs ziemlich erhebliche Unterschiede; die Exemplare auf dem Südbalkon entwickelten sehr kurze Internodien, so daß die Blattpaare nah beieinander standen, und die Pflanzen in ihrem Habitus somit den „Winterpflanzen“ ähnelten. Sie waren aber bei weitem nicht so gesund und kräftig als diese. Die Anfang Juli eingetretene und bis zum Ende des Versuchs anhaltende Hitze beschleunigte ihr Absterben. Die Pflanzen an den drei übrigen Standorten waren sehr üppig im Wachstum. Sie hatten große Blätter, wuchsen rasch und bildeten längere Internodien aus als die Südbalkonpflanzen. Da die blühenden Spitzen fortlaufend abgeschnitten wurden, entstanden an den Versuchspflanzen Seitenzweige bis zur 5. Ordnung,

ausgenommen bei den Pflanzen auf dem Südbalkon, die ihre Entwicklung mit den Seitenzweigen 4. Ordnung abschlossen. Das Wesentliche an diesem Versuch war, daß außer dem Haupttrieb und den Seitenzweigen 1. Ordnung auch diejenigen 2.—4. bzw. 5. Ordnung alle ungeachtet der so sehr unterschiedlichen Lichtintensitäten (1; $^1/_2$; $^1/_6$; $^1/_{14}$) zur Blütenbildung übergingen. Ich gebe in der folgenden Übersicht die Blattpaaranzahl, nach deren Ausbildung die Anlage von Blüten erfolgte, für das Verzweigungssystem von vier verschiedenen Versuchspflanzen an:

	S.-Zw. 1. Ordn.	2. Ordn.	3. Ordn.	4. Ordn.	5. Ordn.
Pflanze 10. Südbalkon . .	4, 6	4, 5	6, 7, 8	3, 5, 6, 7	
„ 1. Südfenster . .	5	4, 6, 7	4, 5, 6, 7	4, 5, 6, 7	4, 5, 6
„ 17. Nordbalkon . .	6	4, 5	7, 8	6, 7	
„ 22. Nordfenster . .	5, 6	5, 8	5, 7, 8, 10	5, 6, 7, 8	

Ein sehr abweichendes Verhalten hinsichtlich der Blütenbildung zeigte die Pflanze 20 hinter dem Nordfenster:

Haupttr.	S.-Zw. 1. Ordn.	2. Ordn.	3. Ordn.	4. Ordn.
21 Blüte	21 veg.	17, 18, 20 veg.	9, 10 veg.	3, 4 veg.

Solch ein stark hinausgezögertes Blühen wiederholte sich im Verlauf der weiteren Versuche noch verschiedentlich. Es soll deshalb erst später im Zusammenhang auf die Ursachen hierfür eingegangen werden (s. S. 333).

Nachdem alle bisherigen Versuche bei natürlichem Licht ausgeführt worden waren, das in seiner Intensität und Dauer stündlich und täglich schwankt, wurde im folgenden Versuche mit künstlicher Beleuchtung gearbeitet.

Versuch VII. Stecklingskultur in Komposterde bei künstlichem Licht.

Versuchsdauer: 16. Juni 1927 bis 27. Juli 1933. Es gelangten aus dem Freiland stammende Keimlinge zur Verwendung. Als Lichtquelle wurden drei dicht nebeneinander stehende Osram-Glühbirnen von je 40 Watt benutzt, die von einer Akkumulatorenbatterie gespeist wurden, um sie unabhängig von eventuellen Schwankungen des vom Elektrizitätswerk gelieferten Stroms zu machen. Die Lampen brannten von 8—19 Uhr. Um einen möglichst hohen Teil des ausstrahlenden Lichtes den Pflanzen zuzuleiten, wurde hinter jede Glühbirne ein Hohlspiegel gestellt. Mit Hilfe des Photometers nach Krüss wurde die von den Lampen horizontal ausgehende Gesamtlichtstärke der drei Birnen zu 150 Meterkerzen bestimmt. Die Versuchspflanzen standen in 5 Reihen im Abstand von 10, 16, 22, 28, 34 usw. bis 64 cm von den Lampen. Jede Reihe bestand aus 5 Pflanzen. Die Beleuchtungsstärken, welche die Pflanzen in den einzelnen Reihen erhielten, gehen aus der folgenden Übersicht hervor:

Bei 100 cm ... 150 Meterkerzen, Bei 28 cm ... 1944 Meterkerzen,
„ 64 „ ... 365 „ „ 16 „ ... 5953 „
„ 40 „ ... 937 „

Alle Pflanzen, welche mehr als 40 cm von der Lichtquelle entfernt waren, entwickelten sich überhaupt nicht weiter und gingen in den ersten 4 Wochen ein; diejenigen, welche zwischen 28 und 40 cm standen, zeigten starke Etiolementserscheinungen. Der Haupttrieb wurde lang und geil. Die Seitenzweige 1. Ordnung blieben mit Ausnahme der im ersten Blattpaar stehenden ziemlich unentwickelt. Zur Entfaltung von Blüten gelangte nur der Haupttrieb; an den unteren Seitensprossen 1. Ordnung ließen sich entweder bereits mit bloßem Auge Blüten oder durch Präparation Anlagen für solche feststellen, sofern die betreffenden Sprosse schon 5—7 Blattpaare gebildet hatten. Die in geringerem Abstand von der Lichtquelle stehenden Versuchspflanzen gediehen je nach den kontinuierlich günstiger werdenden Lichtverhältnissen immer besser. Die in einer Entfernung von 28—16 cm stehenden bildeten Seitenzweige bis zur 4. Ordnung aus, die mit Ausnahme der letzten Ordnung noch Blüten produzierten.

Um das Ergebnis dieses Versuchs mit dem aller bisher erörterten Experimente vergleichen zu können, ist die Herstellung einer Beziehung zwischen Lichtintensitäten, welche mit dem Eder-Hecht'schen Photometer gemessen worden sind, und solchen, die in Kerzenstärken angegeben werden, nötig. Unter der Annahme, daß die für Kiel geltende Messung Webers, wonach die durchschnittliche Lichtintensität im Juli mittags 12 Uhr rund 54000 Meterkerzen beträgt (Sierp 1918), auch für Heidelberg gelte, wären diese 54000 Meterkerzen den von mir gemessenen 1404 B.R.E. gleichzusetzen und dann wären:

54 000	Meterkerzen		1404	B.R.E.	Normalintensität	
15 000	„	(10 cm)	390	„	$^1/_4$	„
1 836	„	(29 „)	48	„	$^1/_{29}$	„
1 110	„	(38 cm)	29	„	$^1/_{48}$	„

Bei dieser Gegenüberstellung von künstlichem Licht, das in Meterkerzen gemessen wurde, und natürlichem, in B.R.E. bestimmtem wird naturgemäß die Qualität des Lichts unberücksichtigt gelassen. Das Sonnenlicht schwankt beständig in seiner Intensität und ist reicher an blauen Strahlen, das künstliche Licht war von konstanter Stärke, enthielt aber mehr rote und gelbe Strahlen.

Vergleichen wir das Ergebnis dieses letzten Versuchs vor allem mit dem des Experimentes IV, so ergibt sich übereinstimmend, daß bei etwa $^1/_{30}$—$^1/_{40}$ der „Normalintensität" das Wachstum und damit auch die Blütenbildung aufhört.

Das neue der Versuche VI und VII besteht nun darin, daß die Blüten, welche an den Seitenzweigen 2.—5. Ordnung entwickelt wurden,

ausschließlich dem Einfluß der Versuchsbedingungen ausgesetzt waren. Damit hat sich endgültig entschieden, daß das Licht ohne Einwirkung auf das Blühen ist.

2. Einfluß der Luftfeuchtigkeit.

Nachdem Klebs festgelegt hat, wie stark die Trockenheit die Blütenbildung fördert, mußte auch bei meiner Versuchspflanze der Einfluß der Luftfeuchtigkeit untersucht werden.

Versuch VIII. Stecklingskultur in Nährlösung, bei verschiedener Luftfeuchtigkeit.

Versuchsdauer: Ende Januar bis Mitte Juli 1933. Ende Januar 1933 wurden Stecklingspflanzen im Erlenmeyerkolben eingesetzt und unter eine Glasglocke auf die Fensterbank des nach Süden gelegenen Laboratoriums gebracht. Ich kontrollierte die unter der Glasglocke herrschende Luftfeuchtigkeit ständig mit einem Haarhygrometer. Die relative Luftfeuchtigkeit betrug während des Versuchs 98—100%.

An den Pflanzen wurden die Haupttriebe und Seitenzweige 1. Ordnung geköpft, da sie ja natürlich schon Blüten besaßen oder zum Blühen fest determiniert sein konnten. Von den Achselsprossen 2. Ordnung bildeten nur die älteren nach 8—13 Blattpaaren Blüten aus, während die jüngeren lediglich Blätter produzierten und dabei allmählich immer langsamer wuchsen. Ich fand beim Präparieren der Vegetationspunkte dieser Sprosse bis zu 19 Blattpaare. Die Zweige 3. Ordnung blieben sämtlich vegetativ. Auch hier hörte das Wachstum allmählich auf. Die Pflanzen blieben noch reichlich einen Monat frisch; eine lebte sogar bis Mitte Juli 33. Dasselbe Ergebnis hinsichtlich des Blühens zeigten die Kontrollpflanzen, welche sich in der Laboratoriumsluft bei etwa 50—60% relativer Feuchtigkeit entwickelten.

Anschließend hieran wurde noch ein Versuch im botanischen Garten unternommen, der darüber Aufschluß geben sollte, ob vielleicht die Feuchtigkeit in Verbindung mit Wärme oder Kälte für das Blühen von Bedeutung sei.

Versuch IX. Stecklingskultur in Komposterde bei feuchtwarmer und feuchtkühler Luft.

Versuchsdauer: 20. Juni bis Ende Juli 1933. Am 20. Juni 1933 wurden je 6 Pflanzen, welche aus Stecklingen von Freilandpflanzen gewonnen worden waren, im Viktoriahaus und im kühlen Hymenophyllumhaus (unter dem Erdniveau liegender nur diffuses Licht erhaltender Raum) aufgestellt.

Erstaunlicherweise entwickelten sich die Pflanzen bei der hohen Temperatur des Viktoria-Hauses verhältnismäßig gut, wenn sie auch stark vergeilten. Die Pflanzen im Hymenophyllum-Haus waren durchweg etwas

kräftiger. Die Exemplare beider Serien entwickelten Seitensprosse bis zur 2. und teilweise 3. Ordnung, die sämtlich Blüten anlegten.

Die Ergebnisse der beiden Versuche VIII und IX stehen offenbar in Widerspruch zueinander. Die Pflanzen des Versuchs VIII gingen in den vegetativen Zustand über, diejenigen des anderen taten dies nicht. Mit der hier erreichten Hinauszögerung der Blütenbildung bzw. dem Andauern des vegetativen Zustandes schien das erstrebte Ziel erlangt zu sein. Allein es zeigt sich, daß nicht die Luftfeuchtigkeit die Veranlassung zum Vegetativwerden war. Denn der vegetative Zustand trat nur bei den Pflanzen des Versuchs VIII auf und fand sich hier unterschiedslos in beiden Paralellkulturen (98—100 % und ca. 50—60 % Luftfeuchtigkeit). Also kann nur die Wasserkultur das Vegetativwerden verursacht haben. Ich verweise hier wie schon im Versuch VI auf die nähere Erörterung S. 333.

3. Einfluß der Temperatur.

Der Versuch IX im vorigen Kapitel (Viktoria- und Hymenophyllum-Haus) zeigt zugleich, wie unabhängig die Blütenbildung der Stellaria auch von der Temperatur ist. Da dies ohnehin aus dem Verhalten der Freilandpflanzen hervorgeht, die das ganze Jahr hindurch bei jeder Temperatur blühen, so erübrigten sich weitere Experimente in dieser Richtung.

4. Einfluß der Nährstoffe.

Unter den Nährstoffen gelten Phosphor und Stickstoff als die Blütenbildung entscheidend beeinflussende Stoffe. Auch spielt in manchen Fällen das Calcium eine freilich untergeordnete Rolle. Auf die Einwirkung dieser drei Stoffe erstreckten sich deshalb meine Untersuchungen. Die Versuche wurden in Form von Wasserkulturen durchgeführt.

Nachdem in den Experimenten III und VIII eine Erläuterung der Technik der letzteren zurückgestellt worden war, soll jetzt das Notwendige hierüber gesagt werden. Für den Versuch III waren zylindrische Gefäße von reichlich $1^1/_2$ l Inhalt verwendet worden; die Pflanzen wurden durch die in der Mitte des Porzellandeckels befindlichen Löcher gesteckt und diese mit Watte abgedichtet. In den Versuchen (VIII, X, XI, XII, XIII, XIV, XV, XVI, XVII) wurden 150 ccm-Erlenmeyerkölbchen benutzt, die Pflanzen von kleinen, über die Kolbenöffnung stülpbaren Glashaltern getragen, die aus einem zentralen kurzen Glasröhrchen bestanden, an das seitlich drei gebogene Glasstäbe angeschmolzen waren. Damit die Pflanzen niemals etwa unter Nährstoffmangel zu leiden hätten, wurde auf eine häufige Erneuerung der Nährlösung großer Wert gelegt, vor allem bei der 10fach verdünnten Knoplösung.

α) Die Bedeutung des Stickstoffs für die Blütenbildung von Stellaria media.

Nachdem in der Praxis des Garten- und Ackerbaues und auch durch Experimente schon längst erkannt worden war, daß starke Düngung,

insbesondere mit N-Salzen das vegetative Wachstum befördert und das Blühen verhindert oder verzögert, begründete Klebs (10) diese rein empirisch gewonnene Erkenntnis durch seine allgemein bekannte Theorie in der Weise, daß durch eine Verminderung der Nährsalzzufuhr das Verhältnis der anorganischen zu den organischen Stoffen zugunsten der letzteren verschoben werde und daraus der blühreife Zustand resultiere. Die von mir hinsichtlich der Stickstoffbedeutung unternommenen Versuche sollten nun zeigen, ob auch bei der Blütenbildung der *Stellaria* der Stickstoff die gleiche Rolle spiele. Aus dem Verhalten der Freilandpflanzen ist zu entnehmen, daß die vegetative Entwicklung ganz entschieden auf einem stickstoffreichen Boden wie dem Ackerland gefördert wird; trotzdem erfährt das Blühen hierdurch offenbar keinerlei Beeinträchtigung.

Ich gebe hier zunächst eine Übersicht über alle zur Untersuchung des Stickstoffeinflusses verwendeten Nährlösungen.

Zusammensetzung der verwendeten Nährlösungen (Substanzen in Gramm auf 1 l Wasser).

	1. Knoplösung	2. Knoplösung, $Ca(NO_3)_2$ ersetzt durch $(NH_4)_2SO_4$	3. Knoplösung, $Ca(NO_3)_2$ ersetzt durch $CO(NH_2)_2$	4. Normallösung I nach Schimper	5. N-arme Normallösung	6. N-freie Normallösung
KNO_3	—	—	—	0,43	0,43	—
$Ca(NO_3)_2$	1,0	—	—	1,7		—
$CO(NH_2)_2$	—	—	1,0	—	—	—
$(NH_4)_2SO_4$	—	1,0	—	—	—	—
KH_2PO_4	0,25	—	0,25	—	—	—
K_2HPO_4	—	0,25	—	0,43	0,43	0,43
$MgSO_4$	0,25	0,25	0,25	0,43	0,43	0,43
$CaSO_4$	—	—	0,5	—	—	—
$CaCO_3$	—	0,5	—	—	—	—
NaCl	—	—	—	0,43	0,43	—
KCl	0,12	0,12	0,12	—	—	0,43
$CaCl_2$	—	—	—	—	0,43	—
Fe_2Cl_6	Spur	Spur	Spur	Spur	Spur	Spur

Versuch X. Stecklingskultur bei einer Stickstoffgabe in Form von Nitrat, Ammonium und Harnstoff.

Versuchsdauer: 7. Januar bis Mitte April 1933. Die Stecklingspflanzen stammten von Freilandexemplaren und wurden in 3 Versuchsreihen eingeteilt.

1. Knoplösung (Kontrolle).
2. Lösung 2 (Ammoniumsulfat statt Kalziumnitrat).
3. Lösung 3 (Harnstoff statt Kalziumnitrat).

Als Standort diente wieder die Fensterbank unseres nach Süden gelegenen Laboratoriums. Es ergab sich nun folgendes Resultat:

Die Pflanzen in der Lösung 2 gediehen sehr schlecht; vor allem blieb ihr Wurzelwerk kümmerlich; sie gingen nach $1^1/_2$ Monaten ein. Die Pflanzen der Reihe 1 u. 3 entwickelten sich rasch und gut. Alle Pflanzen, ohne Unterschied der Nährlösungen, blühten bis zu den Seitenzweigen 2. Ordnung; doch war der Zeitpunkt für den Eintritt des Blühens in allen drei Reihen ein recht unregelmäßiger. Unter den gleichen äußeren Bedingungen legte ein Sproß an einer Pflanze schon nach 10 Blattpaaren Blüten an, während ein solcher an einer anderen nach Ausbildung von 15 Knoten immer noch vegetativ war. Und auch an ein und derselben Pflanze zeigten sich hinsichtlich des Zeitpunkts der Blütenbildung sehr erhebliche Schwankungen. War z. B. der älteste Seitensproß einer in vollem Licht gewachsenen Knoppflanze nach 15 Blattpaaren noch vegetativ, so entwickelte ein jüngerer Sproß derselben Pflanze nach 10 Knoten schon Blüten, der nächst jüngere bei 17 Blattpaaren noch keine.

Versuch XI. Stecklingskultur bei verschiedener Konzentration der Knop'schen Lösung.

Versuchsdauer: 6. Februar bis Anfang Juli 1933. Die Stecklinge waren ebenfalls von Freilandpflanzen gewonnen. Der Standort der Versuchspflanzen war der gleiche, wie im Versuch X. Die drei verwendeten Nährlösungen waren: 1. Normale Knoplösung, 2. 5fach konzentrierte Knoplösung, 3. 10fach verdünnte Knoplösung.

Die Pflanzen in der konzentrierteren Lösung kränkelten sehr bald und waren am 27. Februar alle abgestorben. Diejenigen der Versuchsreihen 1 und 3 entwickelten sich gut. In Bezug auf die Blütenbildung ergab sich bei allen Pflanzen der Versuchsreihen 1 und 3 sehr deutlich eine Hinauszögerung des Blühens an den zeitlich später gebildeten Seitenzweigen 2. Ordnung und an den Sprossen 3. Ordnung. Es handelte sich hierbei um einen allmählich im Gesamtorganismus der Pflanze sich vollziehenden Vorgang. In der folgenden Übersicht wird für die Seitenzweige 2. Ordnung der Pflanze 2 aus der Versuchsreihe 3 wiedergegeben, auf das wievielte Blattpaar die Infloreszenz folgte, bzw. wieviel Blattpaare am Vegetationspunkt angelegt waren, ohne daß es schon zur Anlage von Blüten gekommen wäre.

I_1 5	I_2 13 (veg.)	I_3 14 (veg.)
II_1 11	II_2 14 (veg.)	II_3 14 (veg.)
III_1 15 (veg.)	III_2 15 (veg.)	
IV_1 14 (veg.)	IV_2 14 (veg.)	

Die Seitensprosse 1. Ordnung sind mit römischen, diejenigen 2. Ordnung mit arabischen Ziffern bezeichnet.

Die Seitenzweige 3. Ordnung bei dieser sowie bei allen anderen Versuchspflanzen waren vegetativ, gelangten jedoch auch nur bis zur Ausbildung von 10 Blattpaaren.

Die vegetativ bleibenden Sprosse 2. Ordnung stellten allmählich ihr Wachstum ein, da ihre Vegetationspunkte abstarben. Die Seitensprosse der 3. Ordnung blieben von vorneherein klein, die Blattpaare folgten dicht aufeinander und nach der Ausbildung von höchstens 10 derselben starben die Vegetationspunkte ab. Um die vegetativen Sprosse genauer auf ihre Lebenskraft hin zu prüfen, machte ich von solchen, deren Vegetationspunkte noch nicht abgestorben waren, Stecklinge und beobachtete deren weiteres Verhalten. Es bewurzelten sich von 14 nur 4, und zwar je 2 von den aus Seitenzweigen 3. und 4. Ordnung gewonnenen. Der Haupttrieb der zu selbständigen Pflanzen herangewachsenen Stecklinge lebte nur kurze Zeit: seine Seitentriebe blieben ungefähr ebenso klein, wie die Seitenzweige 3. und 4. Ordnung an der Mutterpflanze gewesen waren. Die schlechte Bewurzelung beweist unzweifelhaft, daß die Mutterpflanzen infolge der Wasserkultur schon geschwächt sein mußten. Da die entstandenen Tochterpflanzen ihrerseits ein solch schwaches Wachstum und kurze Lebensdauer zeigten, so mußte sich hier die Frage aufdrängen, ob sich *Stellaria media* in Wasserkultur überhaupt eine Reihe von Generationen hindurch vegetativ vermehren läßt: in der Natur scheint dies sehr gut möglich zu sein.

Ein Versuch in dieser Richtung ergab denn auch, daß in Wasserkultur gezogene Pflanzen sich im günstigsten Falle nur 2—3 Generationen hindurch vermehren lassen, weil die Bewurzelung der Stecklinge eine sehr schlechte ist und die Pflanzen schon in der zweiten Generation sehr wenig kräftig sind. In Erde kultivierte Pflanzen konnte ich in einem Falle bis in die sechste Generation vermehren, ohne daß eine Schwächung der Pflanzen eingetreten wäre. Damit ist nun klar bewiesen, daß die bei meinen in Nährlösungen gezogenen Versuchspflanzen aufgetretene höhere Blätterzahl und die hinausgezögerte Blüte lediglich mit einer gewissen, durch die Bedingungen der Wasserkultur verursachten „Schwächung" der Pflanzen in Zusammenhang zu bringen sind. Eine weitere Bestätigung dafür, daß nicht die verschiedenen Versuchsbedingungen (Luftfeuchtigkeit, XIII; Ammoniumsulfat, X; Harnstoff, X; verschiedene Knopkonzentrationen, XI) den Anlaß zum Vegetativwachsen der Sprosse gegeben haben können, liegt in der Tatsache, daß diese Erscheinungen stets in allen Parallelserien auftraten. — Es muß freilich erwähnt werden, daß einmal bei einem Versuch in Erde eine einzige Pflanze, herausfallend aus den übrigen, dieses Vegetativwerden zeigte (Pflanze 20, Versuch VI).

Versuch XII. Sämlingskultur bei verminderter, resp. fehlender Stickstoffzufuhr.

Versuchsdauer: 2. August bis Mitte Oktober 1933. Die zum Versuch benutzten Sämlinge wurden hinter dem Fenster des nach Süden gelegenen Laboratoriums aufgestellt. Zur Verwendung gelangten folgende Nährlösungen:

1. Die Normallösung von Schimper.
2. Eine N-arme Normallösung (kein $Ca(NO_3)_2$, Zusatz des Kalziums in Form von $CaCl_2$).
3. Eine N-freie Normallösung (ohne N und Kalzium).

Die Versuchspflanzen der Reihe 3 blieben, wie zu erwarten war, infolge des gänzlichen Mangels an Stickstoff klein und gingen bald ein, gelangten aber vorher noch zur Blüte. Die drei Exemplare der Reihe 1 und 2 hingegen entwickelten sich zu kräftigen Pflanzen; an ihnen kam es bis zur Ausbildung der Seitenzweige 3. Ordnung. Als die Sprosse der 2. Ordnung sich zur Blütenbildung anschickten, starben die erst in frühen Entwicklungsstadien stehenden Infloreszenzen ab. Gleichzeitig damit stellten auch die Seitenzweige 3. Ordnung ihr Wachstum ein, nachdem sie nur etwa 6 Blattpaare ausgebildet hatten. Nach dem Resultat, das diese 3 Versuchsserien aufwiesen, steht also fest, daß das Blühen bei *Stellaria* durch Veränderung der Qualität und Quantität der Nährsalze völlig unbeeinflußt bleibt.

Im folgenden Experiment wurde nun untersucht, ob durch Einlegen der Samen in KNO_3-Lösung in den jungen Pflänzchen von vorneherein ein Überwiegen der anorganischen über die organischen Stoffe herbeigeführt und hierdurch der vegetative Zustand länger erhalten werden könne. Axentiew (1931) fand nämlich bei verschiedenen Keimlingen aus vorher in Nitratlösungen eingeweichten Samen eine Stimulation im Wachstum der ersten Internodien und ersten Blätter.

Versuch XIII. Sämlingskultur, Einlegen der Samen in KNO_3-Lösung.

Versuchsdauer und Standort wie im vorigen Versuch. Die Samen für die Reihen 1 und 2 legte ich 2 Tage in KNO_3-Lösung von 0,2 Mol. Die für Reihe 1 bestimmten Keimlinge wurden dann in Quellwasser übertragen, die für Reihe 2 in der KNO_3-Lösung belassen. Später kamen die Keimlinge für Reihe 1 und 2 in Knoplösung. Diejenigen der Reihe 3, die bis zu Beginn des Versuchs nur in reinem Quellwasser gehalten worden waren, dienten als Kontrolle.

Es zeigte sich, daß die Pflanzen, deren Samen mit KNO_3-Lösung vorbehandelt waren, ein besser entwickeltes Wurzelwerk besaßen und anfänglich rascher wuchsen, als die Pflanzen der Kontrollreihe; und zwar war dies am stärksten der Fall bei denjenigen, deren Samen und Keim-

linge bis zum Versuch in der KNO_3-Lösung geblieben waren. Trotz der erhöhten Stickstoffzufuhr war aber keinerlei Unterschied hinsichtlich des Blühens gegenüber den anderen festzustellen. Alle Pflanzen entwickelten Blütenanlagen an den Haupttrieben und den Seitenzweigen 1. und 2., nicht mehr aber an denen 3. Ordnung, da die letzteren überhaupt schon nach sechs Blattpaaren abstarben. Die Infloreszenzen der Seitenzweige 2. Ordnung gingen frühzeitig ein, bevor sie noch zur Entfaltung gelangt waren.

Die Versuche mit Stickstoff-Düngung haben also keineswegs zu dem auf Grund der Klebs'schen Versuche erwarteten Resultate geführt: Es trat überall an Hauptachse und Seitensprossen erster, zweiter und zum Teil auch dritter Ordnung Blütenbildung ein.

b) Die Bedeutung des Phosphors und Kalziums für die Blütenbildung von Stellaria media.

Da der Phosphor allgemein als ein blütenbefördernder Stoff gilt, wurde weiterhin geprüft, wie sich *Stellaria* verhält, wenn ihr eine geringere Menge dieses Stoffes zugeführt und im Extrem derselbe gänzlich entzogen wird. — Hinsichtlich der Bedeutung des Kalziums für das Blühen ist von Montemartini (1910) beobachtet worden, daß *Torenia Fournieri* in einer kalziumlosen Nährlösung zum vegetativen Wachstum übergeht. Darum wurde auch bei *Stellaria* die Wirkung des Kalziummangels untersucht.

Versuch XIV. Sämlingskultur bei Veränderung der Phosphor- und Kalziumzufuhr.

Die benutzten Nährlösungen sind aus der nachfolgenden Tabelle zu entnehmen.

	KNO_3	$Ca(NO_3)_2$	$MgNO_3$	K_2HPO_4	$MgSO_4$	NaCl	K_2SO_4	Fe_2Cl_6
1. Phosphorarme Normallösung	0,43	1,7	—	0,12	0,43	0,43	—	Spur
2. Phosphorfreie Normallösung	0,14	0,3	0,14	—	—	—	0,14	Spur
3. Kalziumfreie Normallösung	2,1	—	—	0,43	0,43	0,43	—	Spur

Der Versuch wurde am gleichen Ort und zur gleichen Zeit, wie die Experimente XII und XIII ausgeführt, so daß die in der Normallösung von Schimper (1890) gewachsenen Pflanzen des Versuchs XII zugleich auch für Versuch XIV als Kontrolle dienen konnten.

Der Phosphor- und Kalkmangel machte sich im Wachstum der Pflanzen sehr ungünstig geltend, wie dies von vorneherein nicht anders

zu erwarten war. Die Pflanzen, vor allem die in der phosphorfreien Lösung, wuchsen nur schwach weiter und die P-freien gingen schon etwa 14 Tage früher ein als diejenigen in der kalziumfreien Lösung. Sie entwickelten nur Seitenzweige erster Ordnung, die sämtlich Blütenstände anlegten.

Die in der Nährlösung 1 stehenden Pflanzen gediehen ungleich besser, da ihnen ja der Phosphor, wenn auch in geringer Menge, zur Verfügung stand. Sie bildeten Seitenzweige bis zur 3. Ordnung aus; diejenigen 2. Ordnung brachten ihre Infloreszenzen bereits nicht mehr zur Entfaltung und die 3. Ordnung starben nach Ausbildung von höchstens 6—7 Blattpaaren ab.

5. Die Bedeutung des P_H für die Blütenbildung von Stellaria media.

Die auffallende Erscheinung, daß in meinen Wasserkulturen verschiedentlich eine stärkere Blattproduktion und damit verbundene Blühhinauszögerung aufgetreten war (VIII, X, XI) und ferner das frühzeitige Absterben von Infloreszenzen und Sprossen legten den Gedanken nahe, daß an dieser Wirkung der Wasserkultur vielleicht das P_H der Nährlösungen schuld sein könne. Ich hoffte, daß bei einem geeigneten P_H die im Freien nie auftretenden Erscheinungen vielleicht auch in der Wasserkultur zu vermeiden seien oder eventuell eine vermehrte Blätterproduktion ohne Schwächung der Pflanzen, also ein eigentliches Vegetativwerden, zu erzielen wäre. Ein Zusammenhang zwischen der Reaktion des Nährsubstrates und der Fortpflanzung ist bisher nur bei einigen niederen Pflanzen, *Cladophora* (Ulehla), *Saprolegnia* (Lilienstern) und *Sporodinia* gefunden worden. Bei den höheren Pflanzen ist der Einfluß des P_H auf die Blütenbildung noch nicht näher untersucht. Von Interesse ist die Angabe Nielsens (1926), daß für die vegetative Entwicklung von *Stellaria media* ein P_H-Intervall von 7,1 bis 7,5 am günstigsten sei. Im ersten Versuch zur Klärung des P_H-Einflusses wurde der Bereich von 5,3—6,5 mit verschiedenen Nährlösungen geprüft.

Versuch XV. Sämlingskultur in verschiedenen Nährlösungen mit einem P_H zwischen 5,3 und 6,5.

Versuchsdauer: 6. August bis November 1933. Die verwendeten Nährlösungen finden sich in folgender Übersicht zusammengestellt (Angabe der Substanzen in g auf 1 l Wasser).

Die P_H-Messungen wurden mit dem Breslau'schen Hydrionometer ausgeführt. Die von mir gefundenen Werte für die Lösungen 2, 3 und 4 weichen von den in der Literatur mitgeteilten ab. So gibt Zinzadze als P_H der „neuen" Nährlösungen 2 und 6, 5,6—6,2 bzw. 3,8—5,4 an, für die Hansteen-Cranner-Lösung 6,81.

	P_H=6,5	P_H=5,3	P_H=6,6	P_H=6	P_H=5,7
	1. v. d. Crone-Lösung	2. Hansteen-Cranner-Lösung	3. „Neue" Nährlösung (Zinzadze)	4. „Neue" Nährlösung 6	5. „Neue" Nährlösung 6, $^1/_{20}$
KNO_3	1,0	—	—	—	—
$Ca(NO_3)_2$	—	1,18	-	—	—
NH_4NO_3	—	—	0,40	0,40	0,02
KH_2PO_4	—	0,45	-	—	—
$Ca_3(PO_4)_2$	0,25	—	0,464	0,464	0,0232
$Fe_3(PO_4)_2$	0,25	—	—	—	—
$MgSO_4$	0,5	0,615	0,5	0,5	0,025
$CaSO_4$	0,5	—	0,5	0,5	0,025
$Fe_2(SO_4)_3$	—	—	0,0047	0,417	0,021
NaCl	—	0,15	—	—	—
KCl	—	—	0,75	0,75	0,038
$CaCl_2$	—	0,56	—	—	—
Fe_2Cl_6	—	Spur		—	—

Die Crone'sche Lösung (Benecke 1909, 1924) sowie die von Zinzadze zusammengestellten „neuen" Nährlösungen haben gegenüber der Hansteen-Cranner-Lösung den Vorteil, daß ihr P_H während des Versuchs nahezu konstant bleibt. Das hängt mit folgenden Umständen zusammen:

Das in der Crone-Lösung enthaltene $Fe_3(PO_4)_2$ befindet sich, da es sehr schwer löslich ist, zum größten Teil im Niederschlag. Von der Pflanze aus der Nährlösung aufgenommenes Ferrophosphat wird sofort aus dem im Niederschlag vorhandenen Vorrat ersetzt. Trotz der geringen Löslichkeit des Ferrophosphats steht aber doch immer genügend Eisen in gelöstem Zustande zur Verfügung, weil die Cronesche Lösung keine leicht löslichen Phosphate (nur $Ca_3(PO_4)_2$) enthält.

Das wesentliche der von Zinzadze (1926) zusammengestellten sogenannten „neuen" Nährlösungen (unter 3—5 angegeben) besteht darin, daß durch eine gewisse Menge $Fe_2(SO_4)_3$ ein ganz bestimmtes P_H im sauren Bereich herbeigeführt und zur Aufrechterhaltung dieser Reaktion die Pufferwirkung des schwer löslichen $Ca_3(PO_4)_2$ ausgenutzt wird. In der gleichen Weise stellte Zinzadze noch 5 weitere Lösungen mit $Fe_2(SO_4)_3$ und 2 mit Fe_2Cl_6 her. Die Pufferung durch $Ca_3(PO_4)_2$ wirkt sich nun in folgender Weise aus: Wenn die Pflanze aus der Lösung Eisen verbraucht, so wird 2wertiges SO_4'' frei, dies wird aber als Rest einer starken Säure von Ca neutralisiert. Dabei treten freie PO_4'''-Ionen auf, welche der Lösung nur eine sehr geringe Zunahme der sauren Reaktion erteilen. Auf diese Weise wird, solange $Ca_3(PO_4)_2$ im Niederschlag vorhanden ist, die Reaktion der Lösung annähernd konstant gehalten.

Der Versuch ergab insofern kein restlos befriedigendes Resultat, als die Pflanzen nur noch die Seitenzweige 2. Ordnung voll bis zur Blüte ausbildeten; diejenigen 3. Ordnung starben frühzeitig nach 6—7 Blattpaaren ab. Die Pflanzen in der Hansteen-Cranner-Lösung blieben

von vorneherein klein; offenbar eignet sich diese Lösung sehr wenig für *Stellaria*.

Da im letzten Versuch wieder keine Änderung des blühenden Zustandes zu erreichen gewesen war, wurden diesmal die Grenzen des P_H-Bereichs erweitert und außerdem wurde der größeren Genauigkeit halber nur eine einzige Nährlösung verwendet. Es hätte nahe gelegen, hierfür die Crone'sche zu wählen, weil in ihr *Stellaria* stets gut gediehen war. Wenn man jedoch diese Lösung durch Zusatz von HCl auf einen P_H-Wert von 5 oder weniger bringt, so oxydiert das 2-wertige zu 3-wertigem Eisen, wodurch die Crone-Lösung für meinen speziellen Zweck unbrauchbar wird. Auch die „neuen" Nährlösungen (Zinzadze 1926, 1927) konnte ich nicht benutzen, da sie einen P_H-Bereich von nur 4—7 haben, ich aber ein Intervall von 3,5—7,5 erstrebte. Ich wählte daher die Knop'sche Nährlösung (normales P_H = ca. 5,3) und stellte, in Anlehnung an die Mitteilungen Pirschles (1929) durch Zusatz von HCl die niedrigeren und NaOH die höheren P_H-Werte her. Der höchste Wert, den ich erzielen konnte, war 7,1, weil vom Neutralpunkt ab die Kalzium-, Magnesium- und Eisenphosphate ausfallen. Da die Knoplösung nicht gepuffert ist und daher das P_H nicht konstant blieb, mußten die Lösungen genügend oft erneuert werden.

Versuch XVI. Sämlingskultur in Knop'scher Nährlösung bei einem P_H-Bereich von 7,1—3,5.

Versuchsdauer: 25. März bis Ende Juni 1934. Standort der Sämlinge wie in den letzten Versuchen. Die Knoplösung wurde auf 5 verschiedene P_H-Werte abgestuft: 3,5; 4,5; 5,5; 6,5; 7,1. Die Messungen geschahen diesmal mit dem Helligе-Komparator. Ich verfolgte vom ersten Tage an fortlaufend die Änderung der Reaktion, um bei einer Abweichung sofort die Lösungen wechseln zu können. Dies war zum ersten Mal nach 14 Tagen, dann nach 10, nach 5,2 und schließlich vom 26. April ab jeden Tag nötig. Bei 7,1, 6,5 und 5,5 bestand die Neigung zur Abnahme, bei 3,5 und 4,5 zur Zunahme des P_H.

Bei dem P_H von 7,1 und 6,5 waren die Pflanzen etwas chlorotisch, aber im Ganzen ziemlich gut entwickelt, bei 3,5 erstaunlich kräftig. Bis Ende Juni waren an allen Pflanzen Seitenzweige bis zur 4. Ordnung ausgebildet, von denen diejenigen der 1., 2. und zum Teil 3. Ordnung blühten, während die übrigen nach 5—7 Blattpaaren abstarben.

Zusammenfassend läßt sich also über diese Versuche sagen, daß auch eine weitgehende Abänderung der P_H-Werte ohne nennenswerten Einfluß auf die Blütenbildung ist, und

daß auch hier wieder bei den Sprossen höherer Ordnung (3.—4. Ordnung) die Vegetationspunkte abstarben, freilich hier schon, ehe sie eine vermehrte Blattzahl produziert hatten.

6. Einfluß des Follikelhormonpräparates Progynon auf die Blütenbildung von Stellaria media.

Über verschiedene Versuche mit diesem Präparat, das 100 M.-E. im ccm und außer dem Follikelhormon noch Kochsalz, Lipoide und vor allem Wuchsstoff enthält, gaben Schöller und Goebel in der Biochemischen Zeitschrift, Jahrgang 1931 einige interessante Mitteilungen. Sie erzielten durch Zugabe von 200 Mäuseeinheiten dieses Präparates zu einem Liter Nährlösung bei Hyazinthen, Allium cepa und Zea Mays eine deutliche Förderung des Blühens, freilich keine Bildung von Blütenanlagen. Dieses Ergebnis veranlaßte mich, den Einfluß des Progynons auch bei *Stellaria* zu untersuchen.

Versuch XVII. Stecklingskultur in Knoplösung unter Zusatz von Progynon.

Versuchsdauer: 6. Februar bis Anfang Juli 1933. 1. Knoplösung mit Zusatz von 200 M.-E. Progynon. 2. Knoplösung ohne Progynonzusatz. Die Pflanzen wurden am gleichen Standort wie in den früheren Versuchen aufgestellt.

Wieder wurden fortlaufend die sich bildenden Blütenstände abgeschnitten. Obwohl nur die Pflanzen der Reihe 1 Progynon erhalten hatten, zeigte sich an den Pflanzen beider Serien hinsichtlich des Eintritts der Blütenbildung an den Seitensprossen 2. und 3. Ordnung übereinstimmend jene gleiche Gesetzmäßigkeit der allmählichen Blühverzögerung, die ich früher schon beobachtet hatte: Nur die älteren Seitenzweige 2. Ordnung bildeten noch Blüten aus. Die jüngeren Triebe dieser Ordnung sowie alle Seitenzweige 3. Ordnung entwickelten selbst nach 16—20 Blattpaaren noch keine Blütenanlagen. Die Sprosse 3. Ordnung, welche etwa in der ersten Hälfte des März entstanden, stellten Ende April ihr Wachstum fast ganz ein. Ein großer Teil der Versuchspflanzen blieb bis Mitte Juli am Leben, ohne irgendwelche Blütenanlagen und ein Fortschreiten des Wachstums an den jüngeren Seitenzweigen 2. und denen 3. Ordnung zu zeigen. Im Punkte der Blühverhältnisse also erwies sich das Progynon als unwirksam. Hingegen war zu beobachten, daß Progynon (vielleicht auf Grund seines Gehaltes an Auxin) von Einfluß auf die vegetative Entwicklung war. Bei den Progynonpflanzen war eine deutliche Förderung des Wachstums zu erkennen und die Pflanzen machten einen üppigeren Eindruck.

Schlußbetrachtungen.

Bei der Mehrzahl der bisher in Bezug auf Blütenbildung näher studierten Pflanzen hat sich das Ausmaß der wichtigsten allgemeinen Bedingungen für vegetatives Wachstum und Blütenbildung als ein verschiedenes ergeben. Demnach ist es auch bei diesen Pflanzen gelungen, durch Veränderung der Lebensbedingungen bisher vegetativ wachsende Pflanzen zur Blüte zu bringen oder umgekehrt schon blühende zum vegetativen Wachstum zurückzuführen. Als Außenfaktoren, die Blütenbildung fördern, gelten hier niedere Temperatur, hohe Lichtintensität und Einschränkung der Wasser- und Nährsalzzufuhr. *Stellaria media* verhält sich nun aber ganz anders. Ich zähle hier noch einmal alle die Bedingungen auf, deren Einfluß in meinen Experimenten untersucht wurde: 1. Weitgehend variierte Beleuchtungsstärke, 2. kurze, mittlere und lange Tagesdauer, 3. Feuchtigkeit verschiedenster Grade, 4. hohe und tiefe Temperatur, 5. Zusatz von Düngemitteln zum Boden, 6. variierte Zufuhr von Stickstoff und Phosphor, 7. ein vom sauren bis zum neutralen abgestufter P_H-Wert, 8. Zusatz von Progynon zur Nährlösung.

Trotz aller dieser verschiedenen Bedingungen ist es nicht gelungen, *Stellaria* von der Blütenbildung abzuhalten. Jeder Trieb, Haupt- oder Seitentrieb geht nach Ausbildung einer Anzahl von Blättern unweigerlich zur Blütenbildung über; die Zahl der Blattpaare, die der Blüte vorangehen, ist freilich keine konstante, sie schwankt im Allgemeinen zwischen 4—12 Blattpaaren. Bei einigen Wasserkulturen ist es vorgekommen, daß selbst bis 21 Blattpaare gebildet wurden, ohne daß sich Blüten eingestellt hätten. Damit schien ein erster Anfang erreicht, die Pflanze zum vegetativen Wachstum zu bringen. Dieser Erfolg ist freilich in zweifacher Hinsicht nicht voll befriedigend. Erstens zeigen die vegetativen Sprosse durch die allmähliche Verschlechterung ihres Wachstums und ihr frühzeitiges Absterben, daß sie in ihrer Lebenskraft stark beeinträchtigt sind. Zweitens war die eigentliche Ursache für die verstärkte Blätterproduktion und die Hinauszögerung des Blühens nicht zu ermitteln. Mit der chemischen Zusammensetzung der Nährlösung und deren Reaktion, wie deutlich gezeigt worden ist, hängt sie ganz sicher nicht zusammen. Es bleibt kaum eine andere Deutung als die, daß durch die Kultur in Wasser leichter als durch die in Erde eine Schädigung eintritt, die ihren Ausdruck in dem Absterben der Vegetationspunkte findet; dem Absterben aber geht voraus eine Verhinderung der Blütenbildung und damit Vermehrung der Laubblätter. Ein dauernd vegatatives Wachstum aber, wie es in den Versuchen von Klebs bei *Sempervivum* eintrat und beim

Efeu in der Natur stattfindet, scheint bei *Stellaria* nicht möglich zu sein, vielmehr sind schon die ersten Anfänge einer verlängerten vegetativen Tätigkeit in demselben Sinne als unnormal zu bezeichnen, wie das Vöchting schon bei *Mimulus* ausführte.

Wenn sich *Stellaria* somit ganz anders verhält als die von Klebs studierten Pflanzen, so braucht deshalb die theoretische Deutung, die Klebs seinen Versuchsresultaten gegeben hat, nicht unrichtig zu sein. Die Möglichkeit bleibt bestehen, daß am Vegetationspunkt jedes einzelnen Zweiges zuerst das Verhältnis von organischer zu anorganischer Substanz ein anderes ist als später. Wir müssen uns aber jedenfalls vorstellen, daß diese Veränderung hier weniger durch äußere als durch innere Ursachen herbeigeführt wird. Die Tätigkeit einer Anzahl von Laubblättern muß bei *Stellaria* den Vegetationspunkt so verändern, daß er zur Blütenbildung übergeht. In diesem Sinne also ist die Blütenbildung von *Stellaria* mehr als bei anderen Pflanzen von inneren Bedingungen abhängig.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Jost möchte ich an dieser Stelle innigst danken für die gütige Anregung und Unterstützung, die er mir während meines botanischen Studiums in Heidelberg und bei der Ausführung dieser Arbeit zuteil werden ließ.

Weiterhin sage ich Herrn Dr. W. Schöller, Hauptlaboratorium der Schering-Kahlbaum A.-G. meinen besten Dank für die Freundlichkeit, dem Institut eine kleinere Menge des Progynonpräparates zu überlassen.

Literaturverzeichnis.

Axentiev, B. N., Über die Entwicklung der Keimlinge aus vorher in Nitratlösungen eingeweichten Samen. Journ. Soc. Bot. Russie, **16** (1931). (Referiert im Bot. Centralbl. N. F. **23** (1933). — Benecke, W., Die von der Cronesche Nährsalzlösung. Zeitschr. f. Bot. **1** (1909). — Derselbe, in Benecke-Jost, Pflanzenphysiologie **1**, Jena 1924. — Engler, A., Über die Gebirgsflora des tropischen Afrika. Abh. Preuß. Akad. d. Wiss. 1892. — Garner and Allard, Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants. Journ. of Agricult. Research **18** (1920). — Dieselben, Further Studies in Photoperiodism the response of the plant to relative length of day and night. Ebenda **23** (1923). — Goebel, K., Organographie der Pflanzen, 2. Aufl., II Teil. Jena 1915—18. — Jost, L., Physiologie der Fortpflanzung in Art. Fortpflanzung der Gewächse. Handwörterbuch der Naturw., 2. Aufl., 4. Bd. Jena 1934. — Klebs, G., Über künstliche Metamorphosen. Jena 1906. — Derselbe, Physiologie der Fortpflanzung in Art. Fortpflanzung der Gewächse. Handwörterbuch d. Naturw., 1. Aufl., 4. Bd. Jena 1913. — Lubimenko, M. et

Mlle. Sĉeglova, L'adaption photopériodique des plantes. Rev. gen. de Bot. **40** (1928). — Montemartini, L., Sulla nutrizione e riproduzione nelle piante. Atti Inst. Bot. Pavia. Milano 1910. — Nielsen, N. C., Unkrudsvegetationen som Vejledning ved Undersøgelser over Mineraljorders Kalktrang. Beretning f. N. I. F. s. Kong i Oslo, 1926. — Pirschle, K., Nitrate und Ammonsalze als Stickstoffquellen für höhere Pflanzen bei konstanter Wasserstoffionenkonzentration. Planta **9** (1929). — Rohrbach, P., Monographie der Gattung Silene. Leipzig 1868. — Schimper, A. F. W., Zur Frage der Assimilation der Mineralsalze durch die grüne Pflanze. Flora **73** (1890). — Schöller, W. und Goebel, K., Die Wirkung des Follikelhormons auf Pflanzen. Biochem. Zeitschrift, **240** (1931). — Dieselben, Die Wirkung des Follikelhormons auf Pflanzen. Über den Einfluß des kristallinischen Follikelhormons. Ebenda **251** (1932). — Sierp, H., Über die Lichtquellen bei pflanzenphysiologischen Versuchen. Biol. Centralbl. **38** (1918). — Vöchting, H., Über den Einfluß des Lichtes auf die Gestaltung und Anlage der Blüten. Jahrb. f. wiss. Bot. **25** (1893). — Wittrock, V. B., Om Iordens Almannast ut bredda Fanerogam. Uppsala 1908. — Zinzadze, Sch. R., Eine neue Nährlösung. Ber. d. Deutschen Bot. Ges. **44** (1926). — Derselbe, Neue normale Nährlösungen mit stabiler Reaktion (P_H) während der Vegetationsperiode. Landw. Vers.-Stat. **105** (1927).

Über den Bau und den Öffnungsmechanismus der Fucusoogonien.

Von **Bruno Resühr.**

Mit 4 Abbildungen im Text.

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Kiel[1]).)

Seitdem vor nunmehr 80 Jahren Thuret (1855) den Ablauf der Eientleerung aus den Oogonien von *Fucus serratus* beschrieb, sind über den Bau der Oogonhüllen, über den Öffnungsvorgang und die wirkenden Kräfte bei der Eientleerung wesentliche Ergänzungen nicht mehr erschienen. Bei nicht sehr gründlicher Auslese und Vorbereitung der Pflanzen lassen heute noch die klassischen Zeichnungen Riocreuxs, die später zum Teil für die Études Phycologiques (Thuret et Bornet, 1878) in noch sorgfältigerer Weise ausgeführt wurden, keinen Zweifel an der Vollständigkeit der Darstellung aufkommen. Doch mußte der Mechanismus der Öffnung nach der Entleerung der Oogonien aus den Konzeptakeln als noch nicht völlig geklärt erscheinen; denn während z. B. Thuret die vollständige Verquellung eines Teils der Oogonhüllen als einzige Ursache für die Entleerung der Eier ansieht, halten Farmer und Williams (1898) eine Sprengung der äußeren Haut, des sogenannten Mesochitons, durch die Verquellung ihrer inneren Schichten für möglich, und nach einer kurzen Angabe Oltmanns' (1922, Bd. II) sprengt die quellende innere Oogonwand den Scheitel der äußeren Hülle. Es erschien daher wertvoll, mittels geeigneter Methoden den Öffnungsmechanismus eingehender zu untersuchen. Dabei ergaben sich, wie gleich vorausgeschickt sein mag, außer einer wesentlichen Klärung der gestellten Frage bisher noch unbekannte Einzelheiten im Bau der Oogonhüllen.

Thuret unterscheidet drei Begrenzungsmembranen, die später von Farmer und Williams (1898), welche die Entwicklung der jungen Oogonien studierten, als Exo-, Meso- und Endochiton bezeichnet wurden. Die Entleerung aus dem Exochiton, der an der Konzeptakelwand zurückbleibt, ist schon seit Decaisne und Thuret (1845) bekannt. Kurze Nachuntersuchungen bestätigten, daß es sich um eine Sprengwirkung des wachsenden, schon geteilten Protoplasten handelt. Der ge-

---

1) Herrn Prof. Dr. Tischler danke ich für die Überlassung eines Arbeitsplatzes, Herrn Dr. Hoffmann für manche erhaltene Anregung.

dehnte Exochiton erscheint nach der Sprengung, die in der Regel an der Spitze erfolgt, viel kleiner und stark längs und auch quer gefaltet. Sein späterer Zerfall erfolgt offenbar durch eine verhältnismäßig langsam einsetzende völlige Verquellung. Jedenfalls fand ich nur selten Exochitonreste zwischen den ausgetretenen Oogonien; andererseits ließen sich nur wenig leere Hüllen gleichzeitig an der Konzeptakelwand nachweisen.

Zur Lösung der gestellten Aufgabe galt es, Oogonien mit unverletzten und noch völlig unverquollenen Membranen zu erhalten. Über die Fruktifikationszeit hat Schreiber (1930) berichtet. Nach meinen Erfahrungen gilt für *Fucus vesiculosus* der Ostsee, mit dem ich vor allem arbeitete, was Schreiber als Regel für Nordsee-*Serratus* feststellte. Einen besonders günstigen Abschnitt innerhalb der ganzen Fruktifikationszeit umfassen die vier ersten Monate des Jahres, in denen die Pflanzen kräftiger als sonst entwickelt sind, so daß das zeitige Frühjahr zur Untersuchung der Geschlechtsprodukte am geeignetsten ist. Um diese Zeit wurden Zweigenden frisch gepflückten, durch kurze mikroskopische Kontrolle als ausgereift erkannten Blasentangs durch schnelles Spülen in Leitungswasser von anhaftendem Schmutz und Mikroorganismen befreit, kurz in Meerwasser getaucht, scharf abgeschwenkt und dann zwischen zwei Schalen gelegt, die mit eben meerwasserfeuchtem Fließpapier ausgelegt waren und als feuchte Kammer dienten. Nach einer bestimmten Zeit, die abhängig ist von dem Reifezustand und dem Wassergehalt der Konzeptakeln, und die durch höhere Temperatur auf oft nur wenige Stunden herabgesetzt werden kann, treten die Gametangien in der bekannten Weise aus der Konzeptakelöffnung heraus. Je nachdem wenig oder viel Feuchtigkeit die Oberfläche der Konzeptakeln bedeckt, bleiben die herausgeschlüpften Oogonien noch lange geschlossen, oder es setzt bei ihnen bald eine Trennung des Mesochitons vom Endochiton ein. Geöffnete Oogonien sind natürlich zur Untersuchung wenig brauchbar. Ostseepflanzen der Kieler Förde (Salzgehalt durchschnittlich 15‰), vor allem Pflanzen mit flachen und wenig schleimhaltigen Konzeptakeln, waren in dieser Hinsicht durchweg besser geeignet als Nordseepflanzen, die mir von Helgoland zugesandt wurden. Denn meistens war bei den Nordseepflanzen der Schleimaustritt aus den Konzeptakeln ausgeprägter als beim Ostsee-*Fucus*, und diese Schleimbildung bewirkte schon nach kurzer Zeit eine Öffnung des Mesochitons. Je trockener daher die Oogonhäufchen, desto besser sind sie zur Beobachtung des Öffnungsablaufes geeignet. Die Untersuchungen selbst wurden in kleinen, halb mit Meerwasser gefüllten Esmarchschälchen vorgenommen, in denen ich die Oogonien durch vorsichtiges Abschwenken der Konzeptakeln auffing. Diese Arbeitsweise, die auch leicht Färbungen gestattet, bewahrt im Gegensatz zur Deckglasverwendung die verquellenden Oogonhüllen vor unkontrollierbaren Formänderungen.

Gleich nachdem die Oogonien ins Wasser gefallen sind, beginnen, wie seit Thuret bekannt ist, die noch polygonalen Eier und die sie gemeinsam umgebenden Hüllen zu quellen. Doch werden die Membranen durch die Volumvergrößerung des Oogonplasmas nicht gesprengt. Erst allmählich verlieren sich die scharfen Konturen an dem der ursprünglichen Anhaftungsstelle des Oogons, des sogenannten Nabels, gegenüberliegenden Pol, und es tritt in der Äquatorgegend eine neue Umrißlinie auf, die sich langsam zum Nabel hin verschiebt.

Eine genaue Analyse dieser Vorgänge, insbesondere die Lösung der Frage, ob die Spitzenverquellung mit einer Sprengung des Mesochitons einhergeht, ließ sich ohne besondere Präparation nicht durchführen, da die verquellenden Schichten im Wasser keine sichtbaren Grenzlinien bilden und somit eine reine Verquellung von einer durch bestimmte Druckwirkung auftretenden Sprengung nicht unterschieden werden kann. Die Herstellung von Schnittserien erschien aus ähnlichen Gründen unzweckmäßig. Auch das Tuscheverfahren war zur Beobachtung des Verquellungsablaufes wenig geeignet. Dagegen ergab eine Färbung der Oogonhüllen, die gleichzeitig eine mehr oder minder starke Fällung des fein verteilten Schleims und eine starke Verzögerung des Öffnungsablaufes zur Folge hatte, gute Ergebnisse. In Anwendung kamen frische Farblösungen in einer Konzentration von 1 : 10000 in Ostsee- bzw. Nordseewasser. Zur Färbung wurde das über den Oogonien stehende Wasser vorsichtig bis auf eine Höhe von wenigen Millimetern abpipettiert und genügend Farblösung nachgegeben. Am günstigsten zum Nachweis feiner Schichtenbildung erwies sich Brillantkresylblau, das die Oogonhüllen in wenigen Minuten blauviolett färbt. Die Anwendung dieses Farbstoffes ist deshalb zu empfehlen, weil er eine besonders stark fällende Wirkung auf den Membranschleim ausübt und infolge dieser Eigenschaft die Oogonien fest an die Glasunterlage adhärieren läßt. Das ermöglicht dann eine leichte und schnelle Überführung der gefärbten Oogonien in klares Meerwasser, indem die über ihnen stehende Farblösung abgegossen und durch Meerwasser ersetzt wird. Sogar Dauerpräparate lassen sich bei Anwendung von Kresylblau anfertigen. Fast ebensogut zur Färbung eignen sich Nilblausulfat, Rutheniumrot und Methylenblau. Toluidinblau und Nachtblau in alkoholischer Lösung fällen fein verteilten Schleim gut. Manche Farbstoffe, wie Janusgrün, färben den häutigen Mesochiton nur sehr wenig, dagegen gut die verquellenden Gallerten.

Es ist zu verwundern, daß der besonderen, breit geflügelten Form des Nabels, wie sie in den *Études Phycologiques* (Thuret et Bornet, 1878) auf Taf. 18, Fig. 15 und 17, wiedergegeben ist, bisher keine besondere Beachtung geschenkt wurde. Auffällig ist auch die in Fig. 15 am oberen Pol eingezeichnete, schwach sichtbare doppelte Linienführung, auf die Thuret nur insofern eingeht, als er von einer einsetzenden Spitzenverquellung des Mesochitons spricht. Bei genauer Durchmusterung gefärbter Oogonien konnte ich feststellen, daß diese Linie nichts anderes ist als die Begrenzung zweier benachbarter Gallerthüllen, die das ganze Oogon zwischen Endo- und Mesochiton umgeben

und an der Basis durch den über seine Ansatzstelle hinaus verbreiterten Nabel voneinander getrennt werden (Fig. 1). Vielfach läßt sich dieser Bau der Oogonhüllen auch sehr gut an ungefärbten Oogonien feststellen, bei denen eine Spitzenverquellung noch nicht eingesetzt hat. Bei manchen Oogonien ist nämlich die innere Gallertschicht bräunlich gefärbt, die äußere aber nicht. Es handelt sich dabei um einen Farbstoff, der oft nur teilweise — im Gesichtsfeld vielfach einseitig — eingelagert ist und bei stärkerer Verquellung der Gallerten, die dann eine Trennungslinie nicht mehr erkennen lassen, stets in die äußere diffundiert. Bei gefärbten Objekten wird eine Unterscheidung der Schichten oft erleichtert, wenn man die ungeöffneten Oogonien nach der Färbung eintrocknen läßt und darauf wieder in Meerwasser überführt. Es quillt dann zunächst die Gallerthülle, und sie läßt eine Schichtbildung in der Regel solange erkennen, bis das Plasma durch Wasseraufnahme an Volumen gewinnt und einen starken Druck auf die Wandungen ausübt. Bisweilen tritt die Grenzlinienbildung auch sehr gut in Erscheinung, wenn man die Oogonien von den Konzeptakeln herab in destilliertes Wasser spült. Dann platzen nach ungefähr 5 Minuten die Oogonien an der Spitze, entleeren einen großen Teil des Plasmas und ermöglichen so eine stärkere Quellung der Zwischengallerte, ohne daß es, wie bei der Öffnung im Regelfall, zu Druckdifferenzen und damit zu einer Verwischung der Gallertgrenzen kommt.

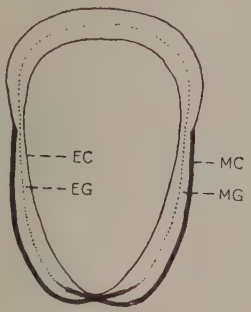

Fig. 1. Die Wandungen eines ausgestoßenen *Fucus*-oogons. Ausgezogene Linien: Membranen. Punktierte Linie: Grenzlinie zweier Gallerten. *EC* = Endochiton. *EG* = Endogallerte. *MC* = Mesochiton. *MG* = Mesogallerte.

Die Abhängigkeit von der Salzkonzentration des Meerwassers und damit von der Wasseraufnahme ist sicher die Ursache für die Erscheinung, daß die Oogonwand bei Helgoländer Nordseepflanzen durchweg schärfer geschichtet ist als bei Ostseepflanzen aus der Kieler Förde. Sehr oft konnte ich bei Nordseeoogonien, nur selten bei Ostseeoogonien, eine starke Vergrößerung des Nabelkelches zwischen den beiden Schichten feststellen, in wenigen Fällen sogar bis weit über die Hälfte der Oogonlänge hinaus, so daß außer den beiden Gallerthüllen eine regelrechte dritte, ebenso wie der Mesochiton schwer verquellende Membran zwischen Endo- und Mesochiton geschaltet war, die ich *Enterochiton* nenne. Übergangserscheinungen von diesem zum gewöhnlichen Bau zeigten

Oogonien, bei denen ein Enterochiton nur stückweise entwickelt war. Vielfach waren dann ein oder mehrere Sekundärnäbel gebildet, die von diesen Wandstücken ausgingen (Fig. 2) und unter sich ungleich groß und stets kleiner waren als der Primärnabel. Zum Teil war die Bildung der Sekundärnäbel unvollständig und die drei Membranen waren dann so wenig miteinander verwachsen, daß sie sich im Verlauf der Eientleerung voneinander lösten.

Man könnte die Frage aufwerfen, ob dem Auftreten eines mehr oder minder vollständigen Enterochitons und der Sekundärnabelbildung systematische Bedeutung beizumessen sei. Darüber kann natürlich nur ein genaueres, bisher nicht vorliegendes, vergleichendes Studium des Oogonbaues der einzelnen Arten innerhalb der Fucales Aufschluß geben, und zwar müßte wegen der Empfindlichkeit der Gallertstrukturen notwendigerweise eine Vitalbeobachtung gefordert werden. Sieht man die Tendenz zur Reduktion der Eizahl als abgeleitet an, so würde sich z. B. folgende Reihe ergeben: *Fucus* (8), *Ascophyllum* (4), *Pelvetia* (2) und *Himanthalia* (1). In bezug auf den Bau der Oogonhüllen zeigt aber offenbar *Ascophyllum* die am weitesten vorgeschrittene Entwicklung, wie sich schon aus der Form des Nabels ergibt (Thuret et Bornet, Études Phycologiques, Tafel XX, Fig. 15). Andererseits läßt sich bei *Pelvetia* außer Meso- und Endochiton noch ein gallertiger, besonders strukturierter Enterochiton nachweisen, und die Bildung von Sekundärnäbeln ist dort die Regel. Bei *Himanthalia* wiederum sind stets mehrere Näbel vorhanden, die aber unter sich alle gleichwertig sind. Es tritt also zwar die besondere Stellung der zu den *Loriformes* gehörigen *Himanthalia* gegenüber den *Fucoascophylleen* hervor, aber diese würden unter sich (*Pelvetia* → *Fucus* → *Ascophyllum*) eine mit der Reduktion der Eizahl nicht übereinstimmende Reihe ergeben.

Fig. 2. Enterochiton und Sekundärnäbel bei einem ausgestoßenen *Fucus*oogon. Ausgezogene Linien: Membranen. Punktierte Linie: Grenzlinie der Gallerten.

Zusammenfassend ist zu sagen, daß eine kurze Übersicht über den Bau der Oogonwand bei *Fucus* eine komplizierte Strukturierung erkennen läßt, nämlich eine siebenfache Schichtung von vier schwerer verquellbaren Membranen und drei mit diesen alternierenden, nach der Öffnung leicht verquellenden Gallerten. An der Konzeptakelwand bleiben der Exochiton (Primärwand) und eine ihn auskleidende Gallertschicht zurück, die Farmer und Williams (1898) schon in jugendlichen Stadien der Oogonentwicklung nachweisen konnten. Die in das Wasser entleerten Oogonien sind nach außen von dem Mesochiton, nach innen von dem Endochiton umgeben. Zwischen beide schiebt sich in manchen Fällen ein von den stark vergrößerten Flügeln des Nabels gebildeter Entero-

chiton. Immer vorhanden ist eine dem Endochiton nach außen anliegende Endogallerte und eine dem Mesochiton nach innen anliegende Mesogallerte. Die Eier selbst sind noch, wie seit Thuret und Farmer-Williams bekannt ist, von besonderen, feinen, in der Regel früh verquellenden Häuten umgeben, die mit dem Endochiton in Verbindung stehen.

Aus dem Öffnungsablauf ergibt sich eine polar verschieden ausgebildete Festigkeit des Mesochitons. Durch die nach dem Austritt der Oogonien erfolgende Volumzunahme infolge Plasmaquellung wird die Scheitelwand stärker gedehnt als die Basis, so daß das Oogon birnenförmige Gestalt annimmt. Bald erfolgt dann, bedingt vor allem durch den zusätzlichen Druck der langsamer als das Plasma quellenden Endo- und Mesogallerte, eine in der Regel zunächst ringförmige Sprengung des oberen Mesochitons. Diese Sprengung läßt sich infolge der an dieser Stelle äußerst geringen Dicke des Mesochitons nur schwer von einer scheinbaren Spitzenverquellung des Mesochitons unterscheiden. Doch werden die Bruchstückchen durch Brillantkresylblau sichtbar gemacht. Beginn und Ort der Quellung lassen sich in spermatozoidhaltigem Wasser dadurch nachweisen, daß die Spermatozoide auf der Mesogallerte festhaften, dagegen nicht auf dem Mesochiton. Meistens wird auf diese Weise durch die Spermatozoide, wie schon Thuret angibt, eine völlige Verquellung der Gallerten und damit eine Öffnung verhindert. Auch Janusgrün eignet sich, wie schon erwähnt, zum Nachweis der beginnenden Verquellung der Gallerte; es läßt bei Hocheinstellung gut die verquellende und gefärbte Mesogallerte von dem nicht verquollenen und wenig gefärbten Mesochiton unterscheiden. In der Regel erfolgt bald nach der Sprengung eine deutliche Abgrenzung des nicht gesprengten Mesochitons gegenüber der gesprengten Haube, ein Zeichen für die scharfe, unterschiedliche Ausbildung des Mesochitons in einen schwer dehn- und sprengbaren Basalteil und einen leicht dehn- und schließlich sprengbaren Oberteil. Sprengfetzen der Haube sitzen dem sich nach außen krümmenden Rand des Basalmesochitons noch lange sichtbar an. Der weitere Öffnungsablauf erfolgt in der Weise, daß die quellende Meso- und Endogallerte den Restmesochiton mit seiner relativ engen und wenig dehnbaren Öffnung der Basis zugleiten läßt, ein Vorgang, der durch eine Vergrößerung der wirkenden Kraft infolge der bei der Abrundung der Eier entfalteten Volumvergrößerung des Endochitons noch gefördert wird (Fig. 3). Später spielen auch Spannungen im Mesochiton selbst eine Rolle und im allgemeinen erfolgt, wohl infolge stärkerer innerer als äußerer Verquellung der Membran, eine regelrechte Umkrempelung.

Nach dem Abstreifen des Mesochitons sind die Gallerten gewöhnlich in wässerigen Schleim übergegangen, so daß jetzt nur noch der Endochiton die Eier umgibt. Bei seiner Öffnung spielt sowohl eine Sprengung durch die Kraft der sich abrundenden Eier in Verbindung mit der Sprengwirkung der verschleimenden Eihäute eine Rolle, als auch, wenn gleich weniger häufig, eine einfache Verquellung des Endochitons, der außerordentlich viel zarter ist als der erst spät verquellende Basalmesochiton. Beides läßt sich durch direkte mikroskopische Beobachtung nachweisen.

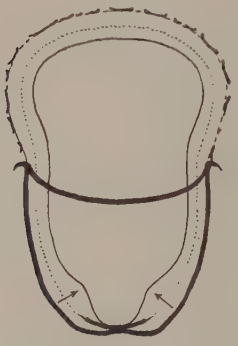

Fig. 3. Sprengung des Spitzen- und Abgliederung des Basalmesochitons bei einem ausgestoßenen *Fucus*oogon. In der Richtung der Pfeile die Kraftwirkung der quellenden Gallerten. Ausgezogene Linien: Membranen. Punktierte Linien: Grenzlinien der Gallerten.

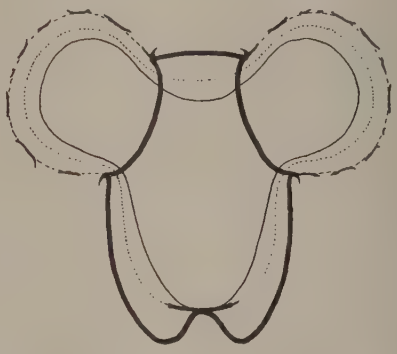

Fig. 4. Abnorme, symmetrische Öffnung eines *Fucus*oogons.

Der beschriebene Verlauf der Oogonöffnung entspricht der Regel. Wenig häufig waren anomale Öffnungsabläufe, bei denen der Mesochiton entweder am Nabel oder an beiden Polen oder an anderer vorgebildeter Stelle gesprengt wurde (Fig. 4). Einige Oogonien öffneten sich infolge allseitig starker Ausbildung des Mesochitons gar nicht; in solchen Fällen floß das polygonal aufgeteilte Plasma unter der hohen Druckwirkung der quellenden Gallerte bald ineinander und starb ab.

Dem lebenden Plasma kommt bei der Eientleerung eine bestimmte Bedeutung zu, die sich daraus ergibt, daß der Mesochiton infolge seiner engen, wenig dehnbaren Öffnung von einem völlig starren Körper, wie ihn das abgestorbene Oogonplasma darstellt, nur schwer abgleiten kann. So treten Eier, die innerhalb des noch völlig geschlossenen Oogons absterben, — ein Vorgang, den man durch leichtes Drücken frischer

Oogonien erreicht —, nicht oder nur sehr langsam aus dem Basalmesochiton aus. Lebendes Plasma ist dagegen nachgiebig, und die Eier vertragen eine starke Deformierung ohne weiteres. Schon Behrens (1886) gibt an, während des Öffnungsablaufes amöboid bewegliche Eier gesehen zu haben. Nach meinen Beobachtungen tritt diese Amöboidie sowohl zum Ausgleich irgendwelcher Druckdifferenzen innerhalb des basalen Endochitons auf, als auch vor allem dann, wenn gleichzeitig mehrere Eier durch die enge Öffnung des Mesochitons gedrängt werden. Oft gehen den Eiern auf diese Weise Plasmateile verloren, und man findet später viele kernlose unter ihnen. Farmer und Williams (1898) berichten ähnliches für *Halidrys*, und Sauvageau (1912) sowie Moser (1929) konnten bei *Cystosiren*, die zuerst trocken und dann in Wasser gelegt wurden, Teilung des Plasmaanteils der Eier während des Oogonaustritts beobachten. Bei *Fucus* werden infolge des Durchzwängens durch den Mesochiton nicht nur isolierte Plasmakugeln gebildet, sondern es findet unter der hohen Druckwirkung auch teilweise eine Verschmelzung zu mehrkernigen Eiern statt. Diese Erscheinung wird am natürlichen Standort durch Trockenliegen stark gefördert, und es ist leicht, im Experiment vielkernige, sogar achtkernige Eier zu erhalten, wenn man die aus den Konzeptakeln mit wenig Schleim ausgetretenen Oogonien nach dem Austritt noch 2—3 Tage auf den Konzeptakeln liegen läßt. Dann öffnen sich, wie leicht beobachtet werden kann, die Oogonien, sobald ein Minimum an Wasser vorhanden ist, das offenbar von dem hygroskopisch wirkenden Schleim aus den Konzeptakeln nachgesogen wird. Inzwischen ist, wie in einer späteren Arbeit ausführlich beschrieben wird, eine Alterung des Protoplasten und, parallel gehend, eine Volumvergrößerung durch Wasseraufnahme erfolgt, durch welche die Druckwirkung innerhalb des Mesochitons erhöht wird. Unter diesen Umständen fließen die Eier ziemlich leicht zu vielkernigen zusammen. Auf ähnliche Vorgänge sind sicher die Beobachtungen Whitakers (1931) zurückzuführen, nach denen bei höherer Temperatur (25—28° C) 50—60% Rieseneier, bei niederer Temperatur (3° C) aber nur etwa 3 Rieseneier auf 6000 einkernige gebildet werden. Andererseits gewahrt man nach dem Abspülen auch viele kernlose Plasmakugeln und stark deformierte, meist langgestreckte Eier, die erst nach einiger Zeit wieder ihre Normalform annehmen. Bei normaler Entleerung der Oogonien ist die Kern-Plasmarelation innerhalb enger Grenzen konstant.

Nach einer Angabe Knieps (1907), die ich in eigenen Versuchen bestätigt fand, öffnen sich Oogonien in stark verdünntem Meerwasser

gar nicht oder bedeutend langsamer als in unverdünntem Seewasser. In Ost- und Nordseewasser sind die Öffnungszeiten, die mit steigender Temperatur abnehmen, ungefähr gleich; sobald aber eine Konzentration von ungefähr $8^0/_{00}$ unterschritten wird, ist der Öffnungsablauf stark verzögert. Eingehendere Untersuchungen ergaben als Ursache für diese Erscheinung sowohl ein Absterben des Protoplasten unter dem eigenen starken Quellungsdruck als auch eine physikalisch-chemische Änderung der Oogonwandungen. So erweist sich der Gesamtmesochiton in destilliertem Wasser meist dehnbarer als in Meerwasser, so daß in vielen Fällen trotz der starken Volumvergrößerung des Plasmas keine Sprengung auftritt. Bei den geplatzten Oogonien aber ist die Verschleimung der Gallerten außerordentlich verzögert. Offenbar spielt der Einfluß der Ionen eine ähnliche Rolle wie bei anderen Quellungsvorgängen, d. h. es wird durch eine Aussüßung des Milieus die Möglichkeit einer stärkeren Hydratation verringert.

Um den Einfluß einzelner Ionen auf die Schnelligkeit der Gallertverflüssigung, die durch die Zeit des Öffnungsablaufes gemessen wurde, zu untersuchen, wurden Oogonien gleicher Herkunft in verschiedene Lösungen gespült, die hergestellt waren (unter Verwendung einiger Angaben in den Tabulae Biologicae, 1925, Bd. I) durch Vermischung von jeweils zwei Teilen Meerwasser mit einem Teil einer mit Meerwasser isotonischen Salzlösung. Bei je drei Versuchsreihen ergaben sich folgende nicht sehr ausgeprägte Abstufungen:

(Seewasser =>) NaCl => KCl (= Rohrzucker) > $CaCl_2$ und NaCl >> Na_2SO_4 => $NaNO_3$.

Eine Übereinstimmung mit den bekannten Reihen ließ sich für die Anionen also nicht nachweisen, während Ca gegenüber K und Na auch hier das Solvatationsbestreben herabsetzte. Die Anwendung höherer Salzkonzentrationen, die bekanntlich vielfach für den Nachweis der Gültigkeit der lyotropen Reihe vorausgesetzt werden muß, war wegen der verschieden starken Giftigkeit auf das Eiplasma und der damit verbundenen sekundären Änderungen nicht möglich.

Ergebnisse.

Das aus dem Konzeptakel ausgestoßene *Fucus*oogon besitzt fünf verschiedene Wandungen, drei relativ feste Membranen (*Meso-*, *Entero-* und *Endochiton*) und zwei damit alternierende Gallerten (*Meso-* und *Endogallerte*). Der Enterochiton, der zwischem Meso- und Endogallerte gelegen ist, ist in der Regel nicht vollständig, sondern nur in seinen Ansätzen, den mehr oder minder langen Nabelflügeln, ausgebildet. Bisweilen liegen isolierte *Enterochitonreste* zwischen Endo- und Mesogallerte. Oogonien mit mehr oder weniger ausgeprägtem Enterochiton oder isolierten Enterochitonstücken besitzen vielfach Sekundärnäbel.

Der Öffnungsablauf der ausgestoßenen Oogonien beginnt mit der Sprengung des dem Nabel gegenüberliegenden Teils des Mesochitons infolge allmählich zunehmenden Quellungsdruckes des Oogonplasmas und der Gallerten. Der Mesochiton ist scharf in einen leicht dehn- und sprengbaren Spitzenteil und in einen schwer dehn- und sprengbaren Basalteil gegliedert. Der Quellungsdruck der Gallerten läßt den Basalteil des Mesochitons an der Mesogallerte herabgleiten. Meso- und Endogallerte verschleimen darauf, und der Endochiton wird später durch den Quellungsdruck der Eier und der verschleimenden Eihäute gesprengt.

Der Lebenszustand des Plasmas ist für die Schnelligkeit der Eientleerung von Bedeutung; abgestorbene Oogonien bleiben länger als lebende von den Oogonwandungen umhüllt.

Die Verflüssigung von Meso- und Endogallerte wird durch Ca stärker gehemmt als durch K oder Na.

Literatur.

Behrens, J., Beitrag zur Kenntnis der Befruchtungsvorgänge bei *Fucus vesiculosus*. Ber. Deutsch. Bot. Ges. **4** (1886). — Decaisne, J., et Thuret, G., Recherches sur les anthéridies et les spores de quelque *Fucus*. Ann. des Scienc. Nat., 1845. — Farmer, J. B., and Williams, J. Ll., Contribution to our Knowledge of the *Fucaceae*, their Life-history and Cytology, Philos. Transact. Roy. Soc., B, **190** (1898). — Kniep, H., Beiträge zur Keimungsphysiologie und -biologie von *Fucus*. Pringsh. Jahrb. **44** (1907). — Moser, F., Bastardierungs- und Merogonieversuche mit *Fucaceae*. Archiv der Julius Klausstiftung **4** (1929). — Oltmanns, F., Morphologie und Biologie der Algen, Bd. II. Jena 1922. — Sauvageau, C., A propos des *Cystoseira* de Banyuls et de Guéthary. Bull. stat. biol. d'Arcachon **14** (1912). — Schreiber, E., Die Fruktifikationszeiten und die Bedingungen der Gametenentleerung bei *Fucus serratus*. Zeitschr. f. Bot. **23** (1930). — Thuret, M. G., Recherches sur la fécondation des *Fucacées*. Paris 1855. — Derselbe et Bornet, E., Études Phycologiques. Paris 1878. — Whitaker, D. M. Some observations on the eggs of *Fucus* and upon their mutual influence in the determination of the developmental axis. Biol. Bull. **61** (1931).

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.

Vollständig liegt vor:

HANDWÖRTERBUCH DER NATURWISSENSCHAFTEN

◆ ZWEITE AUFLAGE ◆

Herausgegeben von

R. Dittler Physiologie
G. Joos Physik
E. Korschelt Zoologie
G. Linck Mineralogie, Geologie
F. Oltmanns Botanik
K. Schaum Chemie

Zehn Bände und Registerband

Rmk 570.—, in 11 Halblederbände gebunden Rmk 645.50

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Was wird darüber gesagt?

Die Umschau. *1934. Nr. 51: . . . Nun unternimmt der Verlag Gustav Fischer die Erneuerung dieses Werkes, die Herausgabe der zweiten Auflage. Diesen Unternehmungsgeist müssen wir bewundern. Denn all die günstigen Voraussetzungen, welche bei der ersten Auflage vorlagen, fallen heute weg.*

. . . Was ist denn das für ein Werk, dieses „Handwörterbuch"? — Der Titel könnte vielleicht zu Mißverständnissen Veranlassung geben: man könnte an ein „Wörterbuch" denken, d. h. an ein alphabetisch geordnetes Verzeichnis von Wörtern aus dem Gebiet der Naturwissenschaften, denen eine kurze Erklärung ihrer Bedeutung und der wichtigsten Daten beigefügt ist. Das ist es nicht. Das „Handwörterbuch der Naturwissenschaften" ist eher eine Sammlung von Monographien, die alphabetisch angeordnet sind und in ihrer Gesamtheit das Gesamtgebiet der Naturwissenschaften umfassen und darstellen. Da schlage ich beispielsweise auf das Stichwort „Stachelhäuter"; es umfaßt 85 zweispaltige Seiten. — oder das Kapitel „Thermochemie" mit 32 Seiten. — Dazwischen findet man kurze Biographien bedeutender Forscher.

. . . Jede Monographie ist, soweit erforderlich, mit vorzüglichen Abbildungen erläutert, bringt am Schluß ein Literaturverzeichnis, welches näheres Eingehen auf besondere Fragen ermöglicht, und ist von dem Verfasser der Monographie unterzeichnet. Mehr als 400 Fachmänner haben an diesem Werk mitgearbeit, unter denen wir die Namen von bestem Klang finden. Ein Sachregister (726 Spalten!) ermöglicht das Zurechtfinden in dem gewaltigen Stoff.

Wer das „Handwörterbuch" besitzt, wird für Jahre kein anderes Handbuch aus Teilgebieten der Naturwissenschaften benöligen, Dies allein schon rechtfertigt die große Ausgabe.

Zum Schluß noch meine Verbeugung vor den Herausgebern: sie haben eine gewaltige organisatorische Aufgabe gelöst, die Wissen und Können in höchstem Maß erfordern. Und meine hohe Bewunderung dem Verlag, der dies Werk in 3 Jahren herausbrachte und es drucktechnisch sowie illustrativ so ausstattete, daß es im In- wie Auslande die alte Ehrfurcht vor dem deutschen Buch von neuem erwecken muß.

Prof. Dr. Bechhold.

Ausführlicher Prospekt mit systematischer Inhaltsübersicht kostenfrei.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

International rules of Botanical Nomenclature

Adopted by the international Botanical Congresses of Vienna, 1905, and Brussels, 1910

Revised by the international Botanical Congress of Cambridge, 1930

Compiled by the Editorial Committee for Nomenclature from the Report of the Subsection of Nomenclature prepared by

John Briquet (†)

Règles internationales de la Nomenclature botanique

Adoptées par les congrès internationaux de botanique de Vienne, 1905, Bruxelles, 1910 et Cambridge, 1930

Internationale Regeln der Botanischen Nomenclatur

Angenommen von den Internationalen Botanischen Kongressen zu Wien 1905, Brüssel 1910, und Cambridge 1930

Dritte Ausgabe. XI, 152 S. Lex.-8° 1935 Rmk 7.—

Inhalt:

International rules of Botanical Nomenclature. By A. B. Rendle. / Règles internationales de la Nomenclature botanique. Version française par B. P. G. Hochreutiner. / Internationale Regeln der botanischen Nomenclatur. Deutsche Fassung von H. Harms. / Appendix III. Nomina generica conservanda. Algae, Pteridophyta, Phanerogamae. / Appendix VII. Nomenclature of Garden Plants. By A. B. Rendle. — Nomenclature des Plantes horticoles. Version française par B. P. Hochreutiner. — Nomenclatur der Gartenpflanzen. Deutsche Fassung von H. Harms.

Supplementum:

I. *Nomina generica conservanda proposita.*

1. Flagellata (Auctore G. Senn).
2. Bacillariophyta (Auctore H. Peragallo).
3. Algae (Auctore A. D. Cotton).
4. Fungi (Auctoribus R. Maire, J. C. Arthur, C. L. Shear).
5. Lichenes (Auctore Al. Zahlbruckner).
6. Musci frondosi (Auctore H. N. Dixon).
7. Pteridophyta et Phanerogamae (Auctoribus Sprague, Fernald et Weatherby, Hitchcock, H. Pfeiffer, Wherry et Diehl, nec non Botanicis Australiensibus).

II. *Species lectotypicae propositae.*

1. Species lectotypicae generum Linnaei (Auctoribus A. S. Hitchcock et M. L. Green).
2. Species lectotypicae nominum genericorum conservandorum Phanerogamarum (Auctore M. L. Green).

Index analytique. / Kurze Übersicht der wichtigsten Änderungen in den Regeln gegenüber der zweiten Ausgabe.

Beilage: Prospekt vom Verlag **Gustav Fischer** in **Jena**, über: **„Schimper: Pflanzengeographie“**, 3. Aufl.